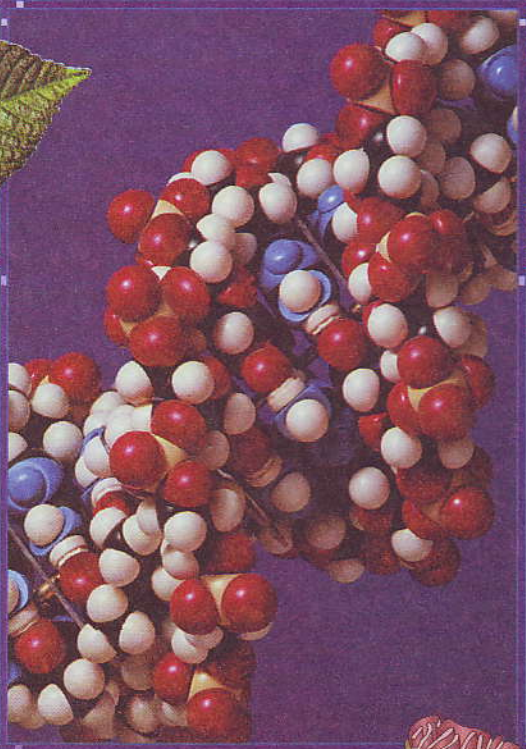
А. А. Каменский, Е. А. Криксунов,
В. В. Пасечник

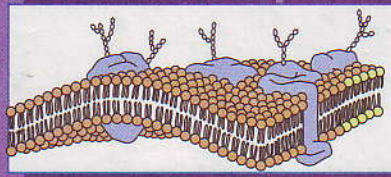
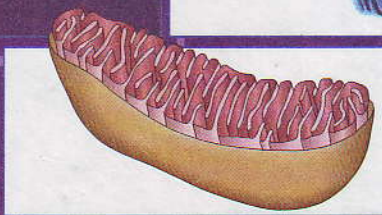
БИОЛОГИЯ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

10-11

КЛАССЫ



ДРОФА

УДК 373.167.1:57
ББК 28я72
К18

Каменский, А. А.

К18 Общая биология. 10—11 класс : учеб. для общеобразоват. учреждений / А. А. Каменский, Е. А. Криксунов, В. В. Пасечник. — М. : Дрофа, 2005. — 367, [1] с. : ил.

ISBN 5-7107-8493-1

Предлагаемый учебник входит в линию учебников по биологии для средней школы (5—11 классы), создан на основе оригинальной программы под руководством В. В. Пасечника.

Данная линия учебников построена по концентрическому принципу. Учебник для 10—11 классов посвящен проблемам общей биологии, которые освещены в нем более глубоко и подробно, чем в учебнике 9 класса, где учащиеся впервые познакомились с ними, с учетом последних достижений в различных областях биологической науки.

УДК 373.167.1:57
ББК 28я72

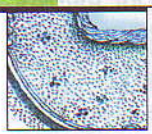
ISBN 5-7107-8493-1

© ООО «Дрофа», 2005

ВВЕДЕНИЕ

Вы начинаете изучение школьного курса «Общая биология». Это условное название части школьного курса биологии, задача которого — изучение общих свойств живого, законов его существования и развития. Отражая живую природу и человека как ее часть, биология приобретает все большее значение в научно-техническом прогрессе, становясь производительной силой. Биология создает новую технологию — биологическую, которая должна стать основой нового индустриального общества. Биологические знания должны способствовать формированию биологического мышления и экологической культуры у каждого члена общества, без чего дальнейшее развитие человеческой цивилизации невозможно.

§ 1 Краткая история развития биологии



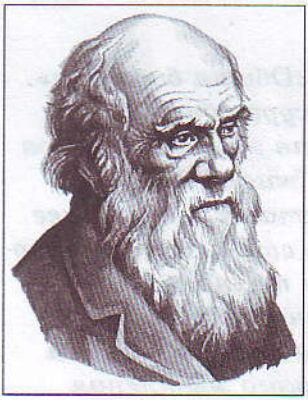
1. Что изучает биология?
2. Какие биологические науки вам известны?
3. Каких ученых-биологов вы знаете?

Биология как наука. Вы хорошо знаете, что биология — это наука о жизни. В настоящее время она представляет совокупность наук о живой природе. Биология изучает все проявления жизни: строение, функции, развитие и происхождение живых организмов, их взаимоотношения в природных сообществах со средой обитания и с другими живыми организмами.

С тех пор как человек стал осознавать свое отличие от животного мира, он начал изучать окружающий его мир. Сначала от этого зависела его жизнь. Первобытным людям необходимо было знать, какие живые организмы можно употреблять в пищу, использовать в качестве лекарств, для изготовления одежды и жилищ, а какие из них ядовиты или опасны.

С развитием цивилизации человек смог позволить себе такую роскошь, как занятие наукой в познавательных целях.

Исследования культуры древних народов показали, что они имели обширные знания о растениях, животных и широко их применяли в повседневной жизни.



Чарлз Дарвин (1809—1882)

Современная биология — комплексная наука, для которой характерно взаимопроникновение идей и методов различных биологических дисциплин, а также других наук — прежде всего физики, химии и математики.

Основные направления развития современной биологии. В настоящее время условно можно выделить три направления в биологии.

Во-первых, это ***классическая биология***. Ее представляют ученые-натуралисты, изучающие многообразие живой природы. Они объективно наблюдают и анализируют все, что происходит в живой природе, изучают живые организмы и классифицируют их. Неправильно думать, что в классической биологии все открытия уже сделаны. Во второй половине XX в. не только описано много новых видов, но и открыты крупные таксоны, вплоть до царств (Погонофоры) и даже надцарств (Архебактерии, или Археи). Эти открытия заставили ученых по-новому взглянуть на всю историю развития живой природы. Для настоящих ученых-натуралистов природа — это самоценность. Каждый уголок нашей планеты для них уникален. Именно поэтому они всегда среди тех, кто остро чувствует опасность для окружающей нас природы и активно выступает в ее защиту.

Второе направление — это ***эволюционная биология***. В XIX в. автор теории естественного отбора *Чарлз Дарвин* начинал как обычный натуралист: он коллекционировал, наблюдал, описывал, путешествовал, раскрывая тайны живой природы. Однако основным результатом его работы, сделавшим его известным ученым, стала теория, объясняющая органическое разнообразие.

Александр Иванович Опарин (1894—1980)

В настоящее время изучение эволюции живых организмов активно продолжается. Синтез генетики и эволюционной теории привел к созданию так называемой *синтетической теории эволюции*. Но и сейчас еще есть много нерешенных вопросов, ответы на которые ищут ученые-эволюционисты.

Созданная в начале XX в. нашим выдающимся биологом *Александром Ивановичем Опариным* первая научная теория про-

исхождения жизни была чисто теоретической. В настоящее время активно ведутся экспериментальные исследования данной проблемы и благодаря применению передовых физико-химических методов уже сделаны важные открытия и можно ожидать новых интересных результатов.

Новые открытия позволили дополнить теорию антропогенеза. Но переход от животного мира к человеку и сейчас еще остается одной из самых больших загадок биологии.

Третье направление — ***физико-химическая биология***, исследующая строение живых объектов при помощи современных физических и химических методов. Это быстро развивающееся направление биологии, важное как в теоретическом, так и в практическом отношении. Можно с уверенностью говорить, что в физико-химической биологии нас ждут новые открытия, которые позволят решить многие проблемы, стоящие перед человечеством.

Развитие биологии как науки. Современная биология уходит корнями в древность и связана с развитием цивилизации в странах Средиземноморья. Нам известны имена многих выдающихся ученых, внесших вклад в развитие биологии. Назовем лишь некоторых из них.

Гиппократ (460 — ок. 370 до н. э.) дал первое относительно подробное описание строения человека и животных, указал на роль среды и наследственности в возникновении болезней. Его считают основоположником медицины.

Аристотель (384—322 до н. э.) делил окружающий мир на четыре царства: неодушевленный мир земли, воды и воздуха; мир растений; мир животных и мир человека. Он описал многих животных, положил начало систематике. В написанных им четырех биологических трактатах содержались практически все известные к тому времени сведения о животных. Заслуги Аристотеля настолько велики, что его считают основоположником зоологии.

Теофраст (372—287 до н. э.) изучал растения. Им описано более 500 видов растений, даны сведения о строении и размножении многих из них, введены в употребление многие ботанические термины. Его считают основоположником ботаники.

Гай Плиний Старший (23—79) собрал известные к тому времени сведения о живых организмах и написал 37 томов энциклопедии «Естественная история». Почти до средневековья эта энциклопедия была главным источником знаний о природе.

Клавдий Гален в своих научных исследованиях широко использовал вскрытия млекопитающих. Он первым сделал сравнительно-

Клавдий Гален (ок. 130 — ок. 200)

анатомическое описание человека и обезьяны. Изучал центральную и периферическую нервную систему. Историки науки считают его последним великим биологом древности.

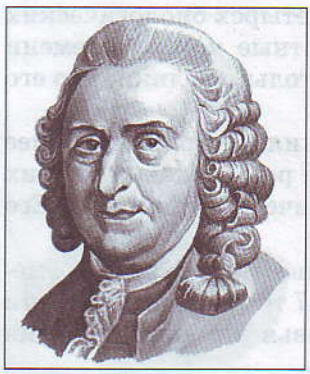
В средние века господствующей идеологией была религия. Подобно другим наукам, биология в этот период еще не выделилась в самостоятельную область и существовала в общем русле религиозно-философских взглядов. И хотя накопление знаний о живых организмах продолжалось, о биологии как науке в тот период можно говорить лишь условно.

Эпоха Возрождения является переходной от культуры средних веков к культуре нового времени. Коренные социально-экономические преобразования того времени сопровождались новыми открытиями в науке.

Самый известный ученый этой эпохи *Леонардо да Винчи* (1452—1519) внес определенный вклад и в развитие биологии.

Он изучал полет птиц, описал многие растения, способы соединения костей в суставах, деятельность сердца и зрительную функцию глаза, сходство костей человека и животных.

Во второй половине XV в. естественнонаучные знания начинают быстро развиваться. Этому способствовали географические открытия, позволившие существенно расширить сведения о животных и растениях. Быстрое накопление научных знаний о живых организмах вело к разделению биологии на отдельные науки.



Карл Линней (1707—1778)

В XVI—XVII вв. стали стремительно развиваться ботаника и зоология.

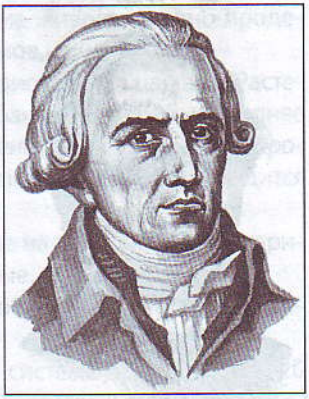
Изобретение микроскопа (начало XVII в.) позволило изучать микроскопическое строение растений и животных. Были открыты невидимые для невооруженного глаза микроскопически малые живые организмы — бактерии и простейшие.

Большой вклад в развитие биологии внес *Карл Линней*, предложивший систему классификации животных и растений.

Карл Максимович Бэр (1792—1876) в своих работах сформулировал основные по-

ложения теории гомологичных органов и закона зародышевого сходства, заложившие научные основы эмбриологии.

В 1808 г. в работе «Философия зоологии» *Жан Батист Ламарк* поставил вопрос о причинах и механизмах эволюционных преобразований и изложил первую по времени теорию эволюции.



Жан Батист Ламарк (1774—1829)

Огромную роль в развитии биологии сыграла клеточная теория, которая научно подтвердила единство живого мира и послужила одной из предпосылок возникновения теории эволюции *Чарлза Дарвина*. Авторами клеточной теории считают зоолога *Теодора Шванна* (1818—1882) и ботаника *Маттиаса Якоба Шлейдена* (1804—1881).

На основе многочисленных наблюдений Ч. Дарвин опубликовал в 1859 г. свой основной труд «О происхождении видов путем естественного отбора или Сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь», в котором сформулировал основные положения теории эволюции, предложил механизмы эволюции и пути эволюционных преобразований организмов.

В XIX в. благодаря работам *Луи Пастера* (1822—1895), *Роберта Коха* (1843—1910), *Ильи Ильича Мечникова* в качестве самостоятельной науки оформилась микробиология.

К концу XIX в. как отдельные науки выделились паразитология и экология.

XX век начался с переоткрытия законов *Грегора Менделя*, что ознаменовало собой начало развития генетики как науки.

В 40—50-е годы XX в. в биологии стали широко использоваться идеи и методы физики, химии, математики, кибернетики и других наук, а в качестве объектов исследования — микроорганизмы. В результате возникли и стали бурно развиваться как самостоятельные науки биофизика, биохимия, молекулярная биология, радиационная биология, бионика и др. Исследования в космосе способствовали зарождению и развитию космической биологии.

Илья Ильич Мечников (1845—1916)

Грегор Мендель (1822—1884)

В XX в. появилось направление прикладных исследований — биотехнология. Это направление, несомненно, будет стремительно развиваться и в XXI в. Более подробно об этом направлении развития биологии вы узнаете при изучении главы «Основы селекции и биотехнологии».

В настоящее время биологические знания используются во всех сферах человеческой деятельности: в промышленности и сельском хозяйстве, медицине и энергетике.

Чрезвычайно важное значение имеют экологические исследования. Мы, наконец, стали осознавать, что хрупкое равновесие, существующее на нашей маленькой планете, легко разрушить. Перед человечеством встала грандиозная задача — сохранение биосферы с целью поддержания условий существования и развития цивилизации. Без биологических знаний и специальных исследований решить ее невозможно. Таким образом, в настоящее время биология стала реальной производительной силой и рациональной научной основой отношений между человеком и природой.

Классическая биология. Эволюционная биология. Физико-химическая биология.

? 1. Какие направления в развитии биологии вы можете выделить?
2. Какие великие ученые древности внесли заметный вклад в развитие биологических знаний?
3. Почему в средние века о биологии как науке можно было говорить лишь условно?
4. Почему современную биологию считают комплексной наукой?
5. Какова роль биологии в современном обществе?

▶ **Подготовьте сообщение на одну из следующих тем:**
1. Роль биологии в современном обществе.
2. Роль биологии в космических исследованиях.
3. Роль биологических исследований в современной медицине.
4. Роль выдающихся биологов — наших соотечественников в развитии мировой биологии.

Насколько изменились взгляды ученых на разнообразие живого, можно продемонстрировать на примере разделения живых организмов на царства.

Еще в 40-е годы XX столетия все живые организмы делились на два царства: Растения и Животные. В царство растений включались также бактерии и грибы. Позднее более детальное изучение организмов привело к выделению четырех царств: Прокариоты (Бактерии), Грибы, Растения и Животные. Данная система приводится в школьной биологии.

В 1959 г. было предложено делить мир живых организмов на пять царств: Прокариоты, Протисты (Простейшие), Грибы, Растения и Животные.

Данная система часто приводится в биологической (особенно переводной) литературе.

Разработаны и продолжают разрабатываться и другие системы, включающие 20 и более царств. Например, предложено выделить три надцарства: Прокариоты, Археи (Архебактерии) и Эукариоты. Каждое надцарство включает несколько царств.

§ 2 Методы исследования в биологии

1. **Чем наука отличается от религии и искусства?**
2. **Какова основная цель науки?**
3. **Какие методы исследования, применяемые в биологии, вы знаете?**

Наука как сфера человеческой деятельности. Наука — одна из сфер человеческой деятельности, цель которой — изучение и познание окружающего мира. Для научного познания необходим выбор определенных объектов исследования, проблем и методов их изучения. Каждая наука имеет свои методы исследования. Однако независимо от того, какие методы используются, для каждого ученого важнейшим всегда остается принцип «Ничего не принимай на веру». Главная задача науки — построение системы достоверного знания, основанного на фактах и обобщениях, которые можно подтвердить или опровергнуть. Научные знания постоянно берутся под сомнение и принимаются лишь при достаточных доказательствах. ***Научным фактом*** (греч. factum — сделанное) является лишь тот, который можно воспроизвести и подтвердить.

Научный метод (греч. methodos — путь исследования) — это совокупность приемов и операций, используемых при построении системы научных знаний.

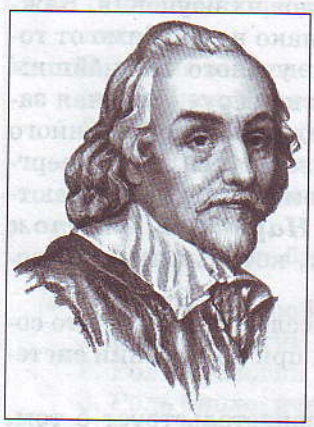
Вся история развития биологии наглядно свидетельствует о том, что она определялась разработкой и применением новых методов исследования. Основными методами исследования, применяемыми

в биологических науках, являются *описательный*, *сравнительный*, *исторический* и *экспериментальный*.

Описательный метод. Он широко применялся еще учеными древности, занимавшимися сбором фактического материала и его описанием. В основе его лежит наблюдение. Практически до XVIII в. биологи в основном занимались описанием животных и растений, делали попытки первичной систематизации накопленного материала. Но описательный метод не потерял своего значения и сегодня. Например, он используется при открытии новых видов или изучении клеток с помощью современных методов исследования.

Сравнительный метод. Он позволил выявлять сходства и различия между организмами и их частями и стал применяться в XVII в. Использование сравнительного метода позволило получить данные, необходимые для систематизации растений и животных. В XIX в. он был использован при разработке клеточной теории и обосновании теории эволюции, а также в перестройке ряда биологических наук на основе этой теории. В наше время сравнительный метод также широко применяется в различных биологических науках. Однако если бы в биологии использовались лишь описательный и сравнительный методы, то она так и осталась бы в рамках констатирующей науки.

Исторический метод. Этот метод помогает осмыслить полученные факты, сопоставить их с ранее известными результатами. Он стал широко применяться во второй половине XIX в. благодаря работам Ч. Дарвина, который с его помощью научно обосновал закономерности появления и развития организмов, становления их структур и функций во времени и пространстве. Применение исторического метода позволило превратить биологию из науки описательной в науку, объясняющую, как произошли и как функционируют многообразные живые системы.



Уильям Гарвей (1578—1657)

Экспериментальный метод. Применение экспериментального метода в биологии связывают с именем *Уильяма Гарвея*, который использовал его в своих исследованиях при изучении кровообращения. Но широко применяться в биологии он начал лишь с начала XIX в., прежде всего при изучении физиологических процессов. Экспериментальный метод позволяет изучать то или иное явление жизни с помощью опыта.

Большой вклад в утверждение экспериментального метода в биологии внес Г. Мен-

дель, который, изучая наследственность и изменчивость организмов, впервые использовал эксперимент не только для получения данных об изучаемых явлениях, но и для проверки гипотезы, формулируемой на основании получаемых результатов. Работа Г. Менделя стала классическим образцом методологии экспериментальной науки.

В XX в. экспериментальный метод стал ведущим в биологии. Это стало возможным благодаря появлению новых приборов для биологических исследований (электронный микроскоп, томограф и др.) и использованию методов физики и химии в биологии.

В настоящее время в биологическом эксперименте широко используют различные виды микроскопии, включая и электронную с техникой ультратонких срезов, биохимические методы, разнообразные способы культивирования и прижизненного наблюдения культур клеток, тканей и органов, метод меченых атомов, рентгеноструктурный анализ, ультрацентрифугирование, хроматографию и т. д. Не случайно во второй половине XX в. в биологии развилось целое направление — создание новейших приборов и разработка методов исследования.

В биологических исследованиях все шире применяют *моделирование*, которое считают высшей формой эксперимента. Так, ведутся активные работы по компьютерному моделированию важнейших биологических процессов, основных направлений эволюции, развития экосистем или даже всей биосферы (например, в случае глобальных климатических или техногенных изменений).

Экспериментальный метод в сочетании с системно-структурным подходом коренным образом преобразил биологию, расширил ее познавательные возможности и открыл новые пути для использования биологических знаний во всех сферах человеческой деятельности.

Научный факт. Научный метод. Методы исследования: описательный, сравнительный, исторический, экспериментальный.

1. В чем заключаются основная цель и задача науки?
2. Почему можно утверждать, что развитие биологии определялось разработкой и применением новых научных методов исследования?
3. Какое значение имели описательный и сравнительный методы для развития биологии?
4. В чем сущность исторического метода?
5. Почему экспериментальный метод получил наибольшее распространение в XX в.?

Предложите методы исследования, которые вы будете применять при изучении антропогенного воздействия на какую-либо экосистему (водоем, лес, парк и т. д.).

Предложите несколько своих вариантов путей развития биологии в XXI веке.

Какие болезни, по вашему мнению, будут побеждены человечеством при помощи методов молекулярной биологии, иммунологии, генетики в первую очередь.

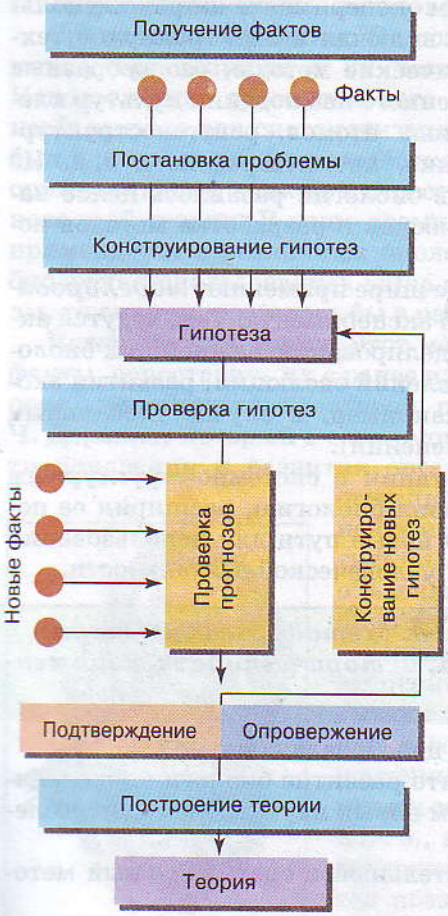


Рис. 1. *Основные этапы научного исследования*

Научное исследование, как правило, состоит из нескольких этапов (рис. 1). На основании сбора фактов формулируется проблема. Для ее решения выдвигаются ***гипотезы*** (греч. hypothesis — предположение). Каждая гипотеза проверяется экспериментально в ходе получения новых фактов. Если полученные факты противоречат гипотезе, то она отвергается. Если гипотеза согласуется с фактами и позволяет делать верные прогнозы, то она может стать ***теорией*** (греч. theoria — исследование). Однако даже верная теория по мере накопления новых фактов может пересматриваться и уточняться. Наглядным примером служит теория эволюции.

Некоторые теории заключаются в установлении связи между различными явлениями. Это *правила* и *законы*.

Из правил возможны исключения, а законы действуют всегда. Например, закон сохранения энергии справедлив как для живой, так и неживой природы.

§ 3 Сущность жизни и свойства живого

1. Что такое жизнь?
2. Что считают структурно-функциональной единицей живого?
3. Какие свойства живого вам известны?

Сущность жизни. Вы уже знаете, что биология — это наука о жизни. Но что такое жизнь?

Классическое определение немецкого философа Фридриха Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка» — отражает уровень биологических знаний второй половины XIX в.

В XX в. делались многочисленные попытки дать определение жизни, отражающие всю многогранность данного процесса.

Все определения содержали следующие постулаты, отражающие сущность жизни:

— жизнь есть особая форма движения материи;

— жизнь есть обмен веществ и энергии в организме;

— жизнь есть жизнедеятельность в организме;

— жизнь есть самовоспроизведение организмов, которое обеспечивается передачей генетической информации от поколения к поколению.

Жизнь представляет собой форму движения материи высшую по сравнению с физической и химической формами ее существования.

В самом общем смысле ***жизнь*** можно определить как *активное, идущее с затратой энергии, полученной извне, поддержание и самовоспроизведение специфических структур, состоящих из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот.*

Ни нуклеиновые кислоты, ни белки в отдельности не являются субстратом жизни. Они становятся субстратом жизни лишь тогда, когда находятся и функционируют в клетках. Вне клеток — это химические соединения.

По определению отечественного биолога В. М. Волькенштейна, «живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот».

Свойства живого. Для живого характерен ряд общих свойств. Перечислим их.

1. *Единство химического состава.* Живые существа образованы теми же химическими элементами, что и неживые объекты, но в живых существах 90% массы приходится на четыре элемента: C, O, N, H, которые участвуют в образовании сложных органических молекул, таких, как белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды.

2. *Единство структурной организации.* Клетка является единой структурно-функциональной единицей, а также единицей развития почти для всех живых организмов на Земле. Исключением являются вирусы, но и у них свойства живого проявляются, лишь когда они находятся в клетке. Вне клетки жизни нет.

3. *Открытость.* Все живые организмы представляют собой ***открытые системы***, т. е. системы, устойчивые лишь при условии непрерывного поступления в них энергии и вещества из окружающей среды.

4. *Обмен веществ и энергии.* Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой. Обмен веществ осуществляется в результате двух взаимосвязанных процессов: синтеза органических веществ в организме (за счет внешних источников энергии — света и пищи) и процесса распада сложных органических веществ с выделением энергии, которая затем расходуется организмом.

Обмен веществ обеспечивает постоянство химического состава в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

5. *Самовоспроизведение* (*репродукция*). Способность к самовоспроизведению является важнейшим свойством всех живых организмов. В ее основе лежит информация о строении и функциях любого живого организма, заложенная в нуклеиновых кислотах и обеспечивающая специфичность структуры и жизнедеятельности живого.

6. *Саморегуляция.* Любой живой организм подвергается воздействию непрерывно меняющихся условий окружающей среды. В то же время для протекания процессов жизнедеятельности в клетках необходимы определенные условия. Благодаря механизмам саморегуляции сохраняется относительное постоянство внутренней среды организма, т. е. поддерживается постоянство химического состава и интенсивность течения физиологических процессов (иными словами, поддерживается гомеостаз: от греч. hómoios — одинаковый и stasis — состояние).

7. *Развитие и рост.* В процессе индивидуального развития (онтогенеза) постепенно и последовательно проявляются индивидуальные свойства организма и осуществляется его рост. Кроме того, все живые системы эволюционируют — изменяются в ходе исторического развития (филогенеза).

8. *Раздражимость.* Любой живой организм способен избирательно реагировать на внешние и внутренние воздействия.

9. *Наследственность и изменчивость.* Преемственность поколений обеспечивается наследственностью. Потомки не являются копиями своих родителей из-за способности наследственной информации к изменениям — изменчивости.

Отдельные свойства, перечисленные выше, могут быть присущи и неживой природе. Например, кристаллы в насыщенном растворе соли могут «расти». Однако этот рост не имеет тех качественных и количественных параметров, которые присущи росту живого.

Для горящей свечи тоже характерны процессы обмена веществ и превращения энергии, но она не способна к саморегуляции и самовоспроизведению.

Следовательно, все перечисленные выше свойства в своей *совокупности* характерны только для живых организмов.

Жизнь. Открытая система.

1. Почему очень сложно дать определение понятия «жизнь»?
2. В чем отличие химической организации живых организмов от объектов неживой природы?
3. Почему живые организмы называются открытыми системами?
4. Чем принципиально отличаются процессы обмена у живых организмов и в неживой природе?
5. Какова роль изменчивости и наследственности в развитии жизни на нашей планете?

Сравните сущность процессов роста, размножения и обмена веществ в неживой природе и у живых организмов.
Приведите примеры свойств, характерных для живого организма, которые можно наблюдать и у неживых объектов.

Организм (лат. organizo — устраиваю) — это особь, индивид (лат. individuus — неделимый), самостоятельно взаимодействующий со средой своего обитания. Термин «организм» легко понять, но почти невозможно однозначно определить. Организм может состоять из одной клетки и может быть многоклеточным. Разные колониальные организмы могут состоять из однородных организмов, например вольвокс, или представлять собой комплекс высокодифференцированных особей, составляющих единое целое, например португальский кораблик — колониальное кишечнополостное животное. Иногда даже отделенные друг от друга особи образуют группы, отличающиеся определенными индивидуальными свойствами: например, у пчел, как и у других социальных насекомых, семья имеет ряд свойств организма.

§ 4 Уровни организации живой материи

1. Какие виды природных сообществ вы знаете?
2. Какие уровни организации живой материи вам известны?

Жизнь на Земле представлена организмами определенного строения, относящимися к определенным систематическим группам, а также сообществами разной сложности. Вся живая природа представляет собой совокупность биологических систем (греч. systema — целое, состоящее из взаимосвязанных частей). Свойства системы не сводятся к сумме свойств составляющих ее частей. Например, важные свойства популяции (соотношение полов и поколений, скорость размножения) не существуют на уровне отдельных организмов. Свойства системы и ее части могут быть даже противоположными. Так, популяция, состоящая из смертных особей, теоретически, при благоприятных условиях, бессмертна.

Вы уже знаете, что важными свойствами живых систем являются *многоуровневость* и *иерархическая организация* (греч. hierarchia — порядок подчинения). Части биологических систем сами являются системами, состоящими, в свою очередь, из взаимосвязанных частей. Например, организм является частью популяции и может состоять из одной или множества клеток. На любом уровне каждая живая система уникальна и отличается от себе подобных.

Ученые на основании особенностей проявления свойств живого выделяют несколько уровней организации живой природы: *молекулярный*, *клеточный*, *организменный*, *популяционно-видовой*, *экосистемный* и *биосферный* (рис. 2). Однако не всегда можно выделить именно перечисленный набор уровней. Так, у одноклеточных организмов клеточный и организменный уровень совпадают. Иногда ученые выделяют дополнительные уровни, например тканевый, органный. Всем живым системам независимо от уровня организации присущи общие черты, а сами системы находятся в непрерывном взаимодействии. На каждом уровне вследствие объединения систем низшего уровня возникает определенное новое качество.

Молекулярный уровень представлен молекулами органических веществ — белков, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов, находящихся в клетках и получивших название биологических молекул.

На молекулярном уровне исследуется роль этих важнейших биологических соединений в росте и развитии организмов, хранении и пе-

БИОСФЕРНЫЙ

Биосфера — оболочка Земли, развивающаяся под воздействием живых организмов

Планета Земля

ЭКОСИСТЕМНЫЙ

Экосистема — совокупность живых организмов и среды обитания, связанных между собой обменом веществ, энергии и информации

Лесостепь

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ

Популяция — совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию.
Виды существуют в форме популяций

Антилопы

ОРГАНИЗМЕННЫЙ

Организм — отдельное живое существо, относительно самостоятельно взаимодействующее со средой обитания

Зеленая жаба

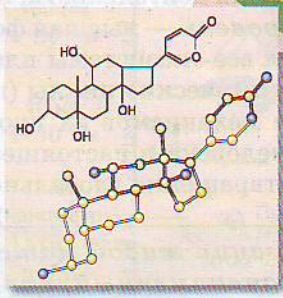
КЛЕТОЧНЫЙ

Клетка — основная структурная и функциональная единица живых организмов, элементарная живая система

Животная клетка

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ

Органические и неорганические молекулы, входящие в состав живых систем, а также их разнообразные комплексы



Молекула стероидного токсина зеленой жабы

Рис. 2. *Уровни организации живой материи*

редаче наследственной информации, обмене веществ и превращении энергии в живых клетках и других явлениях.

Клеточный уровень представлен клетками. Это первый, начальный уровень организации живого, который обладает всеми свойствами живого. На этом уровне наука изучает вопросы морфологической организации клетки, специализации клеток в ходе развития, функций клеточной мембраны, механизмы деления клеток. Эти проблемы имеют очень важное значение, в том числе и практическое, особенно для медицины.

Организменный уровень может быть представлен как одноклеточными, так многоклеточными организмами. На этом уровне изучается организм как целое, со свойственными ему механизмами согласованного функционирования его органов в процессе жизнедеятельности, его адаптация и поведение в различных экологических условиях.

Популяционно-видовой уровень представлен популяциями видов и принципиально отличается от организменного. Продолжительность жизни любого организма определена генетически, популяция же при оптимальных условиях среды способна существовать неограниченно долго.

На этом уровне изучают факторы, влияющие на динамику численности особей и возрастного состава популяций, проблемы сохранения исчезающих видов, действие факторов микроэволюции и т. д. Эти вопросы имеют важное хозяйственное значение, так как позволяют давать научно обоснованные рекомендации для поддержания оптимальной численности особей различных популяций в эксплуатируемых экосистемах.

Экосистемный уровень представлен системой популяций разных видов в их взаимосвязи между собой и окружающей средой. На этом уровне изучаются взаимоотношения организмов и среды, условия, определяющие продуктивность экосистем, их устойчивость, а также влияние на них деятельности человека.

Биосферный уровень — высшая форма организации живой материи, объединяющая все экосистемы планеты. В биосфере происходят глобальные биогеохимические циклы (круговороты веществ и потоки энергии). Изучение механизмов их протекания, а также влияния на них деятельности человека в настоящее время имеет первостепенное значение для предотвращения глобального экологического кризиса.

Уровни организации живой материи: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, экосистемный, биосферный.

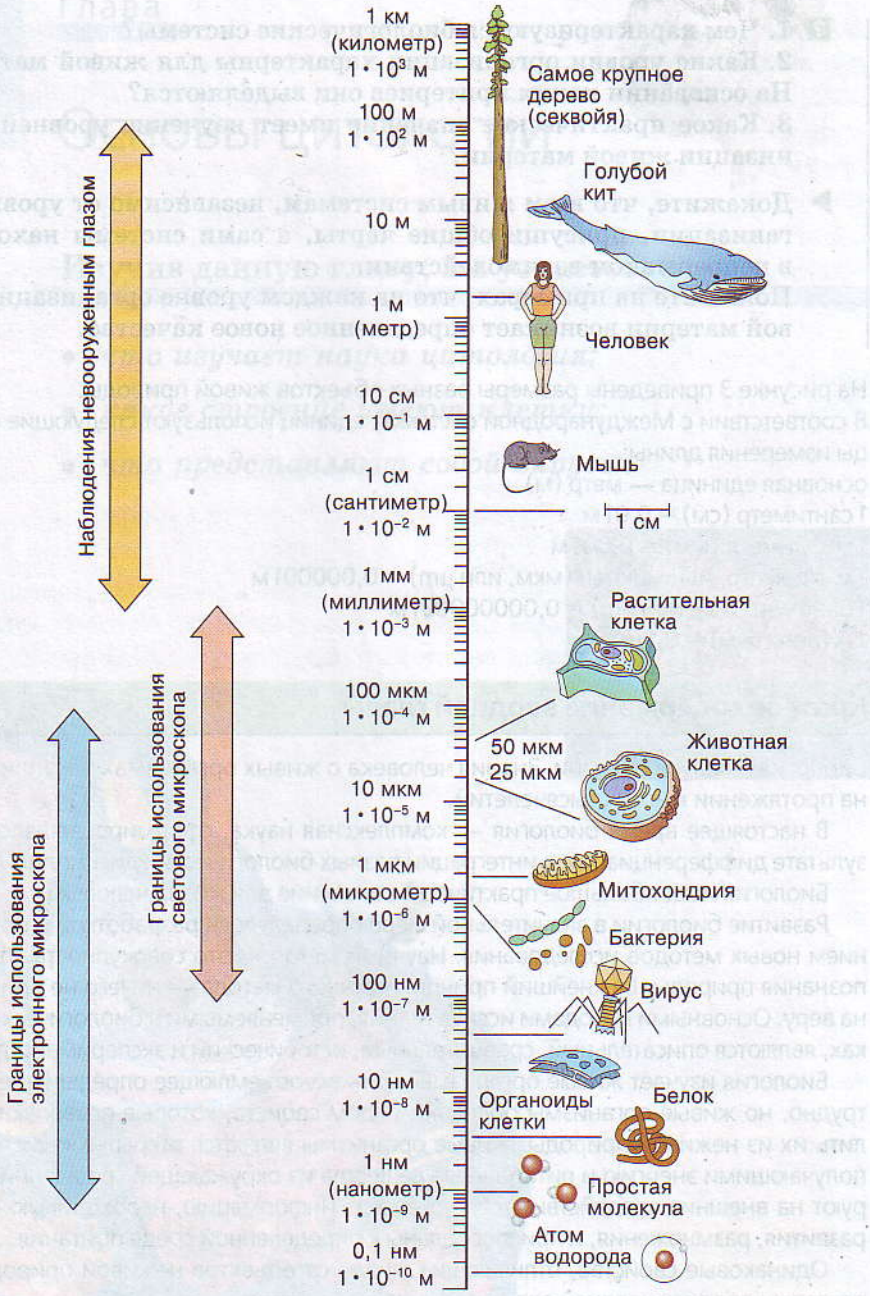


Рис. 3. *Размеры объектов природы*

? 1. Чем характеризуются биологические системы?
2. Какие уровни организации характерны для живой материи? На основании каких критериев они выделяются?
3. Какое практическое значение имеет изучение уровней организации живой материи?

▶ Докажите, что всем живым системам, независимо от уровня организации, присущи общие черты, а сами системы находятся в непрерывном взаимодействии.
Покажите на примерах, что на каждом уровне организации живой материи возникает определенное новое качество.

На рисунке 3 приведены размеры разных объектов живой природы.
В соответствии с Международной системой единиц используют следующие единицы измерения длины:
основная единица — метр (м)
1 сантиметр (см) = 0,01 м
1 миллиметр (мм) = 0,001 м
1 микрометр, или микрон (мкм, или μm) = 0,000001 м
1 нанометр (нм, или nm) = 0,000000001 м
1 Å (ангстрем) = 0,1 нм

Краткое содержание вводной главы

Биология — наука о жизни. Знания человека о живых организмах накапливались на протяжении многих тысячелетий.

В настоящее время биология — комплексная наука, сформировавшаяся в результате дифференциации и интеграции разных биологических дисциплин.

Биология имеет большое практическое значение для жизни человека.

Развитие биологии в значительной мере определялось разработкой и применением новых методов исследования. Научный метод — это совокупность способов познания природы. Важнейший принцип научного метода — ничего не принимать на веру. Основными методами исследования, применяемыми в биологических науках, являются описательный, сравнительный, исторический и экспериментальный.

Биология изучает живые организмы. Дать всеобъемлющее определение жизни трудно, но живые организмы обладают рядом свойств, которые позволяют выделить их из неживой природы. Живые организмы являются открытыми системами, получающими энергию и питательные вещества из окружающей среды; они реагируют на внешние воздействия, содержат всю информацию, необходимую им для развития, размножения, и приспособлены к определенной среде обитания.

Одинаковые свойства, отличающие живое от объектов неживой природы, характерны для всех уровней организации живой материи.

Глава 1

Основы цитологии

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *что изучает наука цитология;*
- *какое строение имеют клетки;*
- *что представляют собой вирусы.*

Клетка — элементарная единица живого, обладающая всеми признаками организма: она способна размножаться, расти, обмениваться веществом и энергией с окружающей средой, реагировать на изменения, происходящие в этой среде. Одни организмы состоят всего лишь из одной клетки (простейшие, некоторые водоросли), а другие являются многоклеточными и состоят из огромного числа клеток. Изучением строения клетки и принципов ее жизнедеятельности занимается наука цитология.

§ 5 Методы цитологии. Клеточная теория

1. Что такое клетка?
2. Каковы размеры клеток?
3. Какие приборы используют для изучения клеток?
4. Что такое фагоцитоз?

Методы цитологии. Для изучения анатомии и жизнедеятельности клеток применяют самые разнообразные методы. Исторически первым таким методом стала *световая микроскопия*. Первые микроскопы, в которых увеличение изображения создавалось за счет использования системы линз, были созданы в начале XVII в., однако только через полвека, в 1665 г., англичанин Роберт Гук применил микроскоп для исследования живых организмов и увидел клетки. Несколько позднее (в 1696 г.) *Антони ван Левенгук* в своей книге «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов» описал эритроциты, сперматозоиды, микроорганизмы. Поэтому ван Левенгук и считается основоположником биологической микроскопии.

Световые микроскопы широко применяются и в настоящее время, однако с их помощью невозможно изучать объекты, размер которых меньше длины световой волны (400—800 нм). Дело в том, что световая волна не может быть отражена очень маленьким предметом, она просто обогнет его. Поэтому у физиков возникла идея использовать вместо луча света пучок электронов, которые способны отражаться от мельчайших объектов. Так, в начале 30-х годов XX в. был создан *электронный микроскоп*, давший биологам возможность увидеть составные части клеток размером всего 1 нм. Для того чтобы получать объемные изображения предметов, был сконструирован *сканирующий электронный микроскоп* (рис. 4).

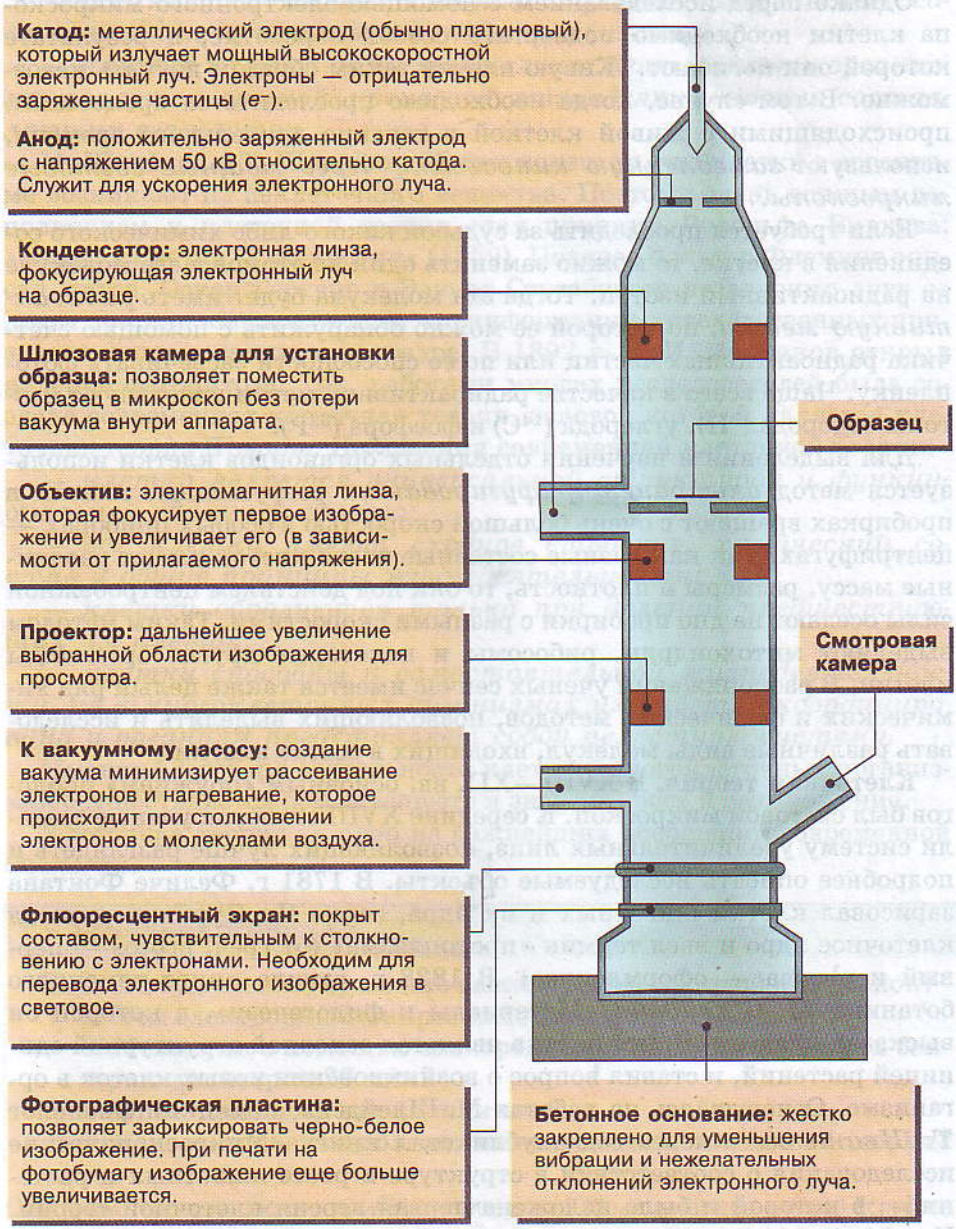


Рис. 4. *Сканирующий электронный микроскоп*

Однако перед исследованием с помощью электронного микроскопа клетки необходимо подвергать особой обработке, в результате которой они погибают. Живую клетку таким образом изучать невозможно. В том случае, когда необходимо проследить за процессами, происходящими с живой клеткой в течение длительного времени, используют *замедленную киносъемку через мощные световые микроскопы*.

Если требуется проследить за судьбой какого-либо химического соединения в клетке, то можно заменить один из атомов в его молекуле на радиоактивный изотоп. Тогда эта молекула будет иметь *радиоактивную метку*, по которой ее можно обнаружить с помощью счетчика радиоактивных частиц или по ее способности засвечивать фотопленку. Чаще всего в качестве радиоактивной метки используют изотопы водорода (^{3}H), углерода (^{14}C) и фосфора (^{32}P).

Для выделения и изучения отдельных органоидов клетки используется метод *ультрацентрифугирования*: разрушенные клетки в пробирках вращают с очень большой скоростью в особых приборах — центрифугах. Так как разные составные части клеток имеют различные массу, размеры и плотность, то они под действием центробежной силы оседают на дно пробирки с разными скоростями. Таким методом выделяют митохондрии, рибосомы и некоторые другие органоиды клетки. В распоряжении ученых сейчас имеется также целый ряд химических и физических методов, позволяющих выделять и исследовать различные виды молекул, входящих в состав клетки.

Клеточная теория. В XVIII—XIX вв. основным «оружием» биологов был световой микроскоп. К середине XVIII столетия ученые создали систему увеличительных линз, позволяющих лучше разглядеть и подробнее описать исследуемые объекты. В 1781 г. Феличе Фонтана зарисовал клетки животных и их ядра, затем Ян Пуркинье описал клеточное ядро и ввел термин «протоплазма» (от греч. protos — первый и plasma — оформленное). В 1838 г. вышла книга немецкого ботаника *М. Шлейдена* «Материалы к филогенезу», в которой он высказал идею о том, что клетка является основной структурной единицей растений, и ставил вопрос о возникновении новых клеток в организме. Основываясь на работах М. Шлейдена, немецкий физиолог *Т. Шванн* всего через год опубликовал книгу «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в которой и была изложена первая версия клеточной теории. Ниже приведены основные пункты этой теории:

— *все живые существа состоят из клеток;*

— все клетки имеют сходное строение, химический состав и общие принципы жизнедеятельности;

— каждая клетка самостоятельна; деятельность организма является суммой процессов жизнедеятельности составляющих его клеток.

М. Шлейден и Т. Шванн ошибочно полагали, что клетки в организме возникают из неклеточного вещества. Поэтому очень важным дополнением к клеточной теории стал принцип Рудольфа Вирхова: «Каждая клетка — из клетки» (1859). Позднее Вальтер Флеминг описал митоз, Оскар Гертвиг и Эдуард Страсбургер независимо друг от друга пришли к выводу о том, что информация о наследственных признаках клетки заключена в ядре. В 1892 г. И. И. Мечников открыл явление фагоцитоза. Так, работами многих исследователей была создана современная клеточная теория, основой которой является клеточная теория Шванна. **Положения современной клеточной теории:**

— клетка является универсальной структурой и функциональной единицей живого;

— все клетки имеют сходное строение, химический состав и общие принципы жизнедеятельности;

— клетки образуются только при делении предшествующих им клеток;

— клетки способны к самостоятельной жизнедеятельности, но в многоклеточных организмах их работа скоординирована и организм представляет собой целостную систему.

Именно благодаря деятельности клеток в многоклеточных организмах осуществляется обмен веществ и энергии, рост и размножение.

Клеточная теория — одно из важнейших обобщений современной биологии.

Клеточная теория.

? 1. Любую ли клетку можно рассмотреть в световой микроскоп?
2. Чем электронный микроскоп отличается от светового?
3. Можно ли с помощью электронного микроскопа увидеть бактерию диаметром 20 мкм?
4. Кто открыл явление фагоцитоза?
5. Каковы основные положения современной клеточной теории?

Организм человека состоит приблизительно из 220 миллиардов клеток! Если все эти клетки выложить в один ряд, то этот ряд протянется на 15 000 км. Обычно клетки очень невелики; наименьшие из них имеют диаметр всего 0,5 мкм (шаро-

видные бактерии микрококки). Средними по размеру можно считать клетки диаметром от 20 до 100 мкм. Но клетки могут быть и очень крупными. Например, длина отростка нервной клетки — аксона — может достигать одного метра. Многоядерные волокна поперечнополосатой мышцы имеют длину до 10 см.

§ 6 Особенности химического состава клетки

1. Что такое химический элемент?
2. Сколько химических элементов известно в настоящее время?
3. Какие вещества называют неорганическими?
4. Какие соединения называют органическими?
5. Какие химические связи называют ковалентными?

Химические элементы клетки. По химическому составу клетки разных организмов и даже клетки, выполняющие различные функции в одном многоклеточном организме, могут существенно отличаться друг от друга. В то же время разные клетки включают в себя практически одни и те же химические элементы. Сходство элементарного химического состава клеток разных организмов доказывает единство живой природы. Вместе с тем нет ни одного химического элемента, содержащегося в живых организмах, который не был бы найден в телах неживой природы. Это указывает на общность живой и неживой природы.

Из всех известных в настоящее время элементов таблицы Менделеева более 80 обнаружено в составе клетки, т. е. это практически все элементы, присутствующие на нашей планете в сколько-нибудь значительном количестве. В то же время распределение этих элементов в клетках крайне неравномерно. Так, примерно 98% от массы любой клетки приходится на четыре элемента: кислород (75%), углерод (15%), водород (8%) и азот (3%). Эти элементы составляют основу органических соединений, а кислород и водород, кроме того, входят в состав воды.

Около 2% от массы клетки приходится на следующие восемь элементов: калий, натрий, кальций, хлор, магний, железо, фосфор и сера. Остальные химические элементы содержатся в клетке в крайне малом количестве. Некоторые живые организмы способны накапливать определенные химические элементы. Так, например, некоторые водоросли накапливают иод, лютики — литий, ряска — радий и т. д.

Все элементы по содержанию их в живых организмах разделяются на три группы. Элементы, количество которых составляет до 0,001% от массы тела, называются ***макроэлементами***, те, на долю которых приходится от 0,001 до 0,000001%, — ***микроэлементами***, а элементы, содержание которых не превышает 0,000001%, — ***ультрамикроэлементами*** (табл. 1).

Таблица 1

Важнейшие химические элементы клетки

Элементы, входящие в состав клеток организмов, %		
макроэлементы (до 0,001%)	**микроэлементы (от 0,001 до 0,000001%)**	**ультрамикроэлементы (менее 0,000001%)**
Кислород (65—75)	Бор	Уран
Углерод (15—18)	Кобальт	Радий
Азот (1,5—3)	Медь	Золото
Водород (8—10)	Молибден	Ртуть
Фосфор (0,2—1,00)	Цинк	Бериллий
Калий (0,15—0,4)	Ванадий	Цезий
Сера (0,15—0,2)	Иод	Селен
Железо (0,01—0,15)	Бром	
Магний (0,02—0,03)		
Натрий (0,02—0,03)		
Кальций (0,04—2,00)		

Химические вещества клетки. Элементы, входящие в состав организмов, могут быть составными частями молекул разнообразных неорганических и органических соединений либо находиться в форме ионов, например катионов (K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}) и анионов (Cl^-, HCO_3^-, $H_2PO_4^-$, SO_4^{2-} и др.) (рис. 5). Важнейшим из неорганических веществ, входящих в состав клетки, является вода. В ней растворены газы (O_2, CO_2, N_2) и другие соединения. Органические вещества состоят в основном из C, H и O; в составе белков к этим элементам прибавляются N и S, а в нуклеиновых кислотах — N и P. Соотношение органических и неорганических веществ в клетках различно (табл. 2).

Таблица 2

Процентное соотношение органических и неорганических веществ, содержащихся в клетке

Неорганические	Содержание, %	Органические	Содержание, %
Вода	40—95	Белки	10—20
Другие неорганические вещества	1,0—1,5	Липиды	1—5
		Углеводы	0,2—2,0
		Нуклеиновые кислоты	1,0—2,0
		АТФ и другие низкомолекулярные органические соединения	0,1—0,5

Рис. 5. *Вещества, входящие в состав живых организмов*

Углерод, имея уникальные химические свойства, фундаментальные для жизни, составляет ее химическую основу. Он может вступать в связь со многими атомами и их группами, образуя цепочки, кольца, составляющие скелет различных по химическому составу, строению, длине и форме органических молекул. Из них образуются сложные химические соединения, различающиеся по строению и функциям. Основная причина разнообразия органических молекул — не столько отличия составляющих их атомов, сколько разнообразие порядка их связи друг с другом. Благодаря прочности ковалентных связей существуют гигантские органические молекулы — белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, многообразие которых почти бесконечно. Они составляют более 97% от сухого вещества клетки.

Макроэлементы. Микроэлементы. Ультрамикроэлементы.

? 1. Почему можно утверждать, что химический состав клетки является подтверждением единства живой природы и общности живой и неживой природы?
2. Какие элементы относятся к макроэлементам?

3. В чем разница между микроэлементами и ультрамикроэлементами?
4. Почему считают, что углерод составляет химическую основу жизни?

Для организмов важно постоянство содержания многих элементов. Часто недостаток или избыток какого-либо элемента может вызвать различные заболевания. Так, кобальт, входящий в состав витамина B_{12}, стимулирует кроветворение. В то же время его избыток в организме может вызвать развитие злокачественных опухолей. При недостатке иода развивается эндемический зоб, а недостаток цинка снижает плодовитость и вызывает задержки роста у людей и животных.

§ 7 Вода и ее роль в жизнедеятельности клетки

1. **Какое строение имеет вода?**
2. **Какое количество воды (в %) содержится в различных клетках?**
3. **Какова роль воды в живых организмах?**

Роль воды в клетке. Вода — одно из самых распространенных веществ на нашей планете. В клетке в количественном отношении она также занимает первое место среди других химических соединений. Чем выше интенсивность обмена веществ в той или иной клетке, тем больше в ней содержится воды.

Вода в клетке находится в двух формах: свободной и связанной. Свободная вода находится в межклеточных пространствах, сосудах, вакуолях, полостях органов. Она служит для переноса веществ из окружающей среды в клетку и наоборот. Связанная вода входит в состав некоторых клеточных структур, находясь между молекулами белка, мембранами, волокнами, и соединена с некоторыми белками.

Вода выполняет различные функции: сохранение объема, упругости клетки, растворение различных веществ. Кроме того, в живых системах большая часть химических реакций протекает в водных растворах.

Вода обладает рядом свойств, имеющих исключительно важное значение для живых организмов.

Свойства воды. Уникальные свойства воды определяются структурой ее молекулы. Молекула воды состоит из атома О, связанного с двумя атомами Н полярными ковалентными связями. Характерное расположение электронов в молекуле воды придает ей электрическую асимметрию. Более электроотрицательный атом кислорода притяги-

вает электроны атомов водорода сильнее, в результате общие пары электронов смещены в молекуле воды в его сторону. Поэтому, хотя молекула воды в целом не заряжена, каждый из двух атомов водорода обладает частично положительным зарядом (обозначаемым δ+), а атом кислорода несет частично отрицательный заряд (δ–). Молекула воды поляризована и является диполем (имеет два полюса) (рис. 6).

Частично отрицательный заряд атома кислорода одной молекулы воды притягивается частично положительными атомами водорода других молекул. Таким образом, каждая молекула воды стремится связаться водородной связью с четырьмя соседними молекулами воды (рис. 7).

Вода является хорошим растворителем. Благодаря полярности молекул и способности образовывать водородные связи вода легко растворяет ионные соединения (соли, кислоты, основания). Хорошо растворяются в воде и некоторые неионные, но полярные соединения, т. е. в молекуле которых присутствуют заряженные (полярные) группы, например сахара, простые спирты, аминокислоты. Вещества, хорошо растворимые в воде, называются ***гидрофильными*** (от греч. hygros — влажный и philia — дружба, склонность). Когда вещество переходит в раствор, его молекулы или ионы могут двигаться более свободно и, следовательно, реакционная способность вещества возрастает. Это объясняет, почему вода является основной средой, в которой протекает большинство химических реакций, а все реакции гидролиза и многочисленные окислительно-восстановительные реакции идут при непосредственном участии воды.

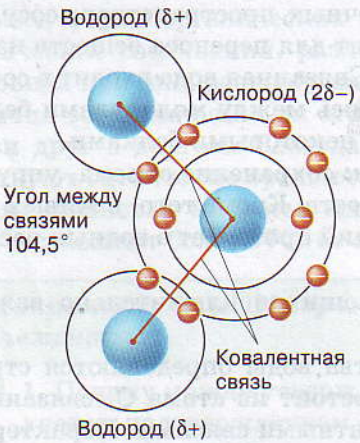


Рис. 6. *Схема строения молекулы воды*

Рис. 7. *Водородные связи между молекулами воды*

Вещества, плохо или вовсе нерастворимые в воде, называются ***гидрофобными*** (от греч. phobos — страх). К ним относятся жиры, нуклеиновые кислоты, некоторые белки. Такие вещества могут образовывать с водой поверхности раздела, на которых протекают многие химические реакции. Следовательно, тот факт, что вода не растворяет неполярные вещества, для живых организмов также очень важен. К числу важных в физиологическом отношении свойств воды относится ее способность растворять газы (O_2, CO_2 и др.).

Вода обладает высокой теплоемкостью, т. е. способностью поглощать тепловую энергию при минимальном повышении собственной температуры. Большая теплоемкость воды защищает ткани организма от быстрого и сильного повышения температуры. Многие организмы охлаждаются, испаряя воду (транспирация у растений, потоотделение у животных).

Вода обладает также *высокой теплопроводностью*, обеспечивая равномерное распределение тепла по всему организму. Следовательно, высокая удельная теплоемкость и высокая теплопроводность делают воду идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и организма.

Вода практически не сжимается, создавая тургорное давление, определяя объем и упругость клеток и тканей. Так, именно гидростатический скелет поддерживает форму у круглых червей, медуз и других организмов.

Вода характеризуется оптимальным для биологических систем значением силы поверхностного натяжения, которое возникает благодаря образованию водородных связей между молекулами воды и молекулами других веществ. Благодаря силе поверхностного натяжения происходит капиллярный кровоток, восходящий и нисходящий токи растворов в растениях.

Гидрофильные и гидрофобные вещества.

? 1. В чем особенность строения молекулы воды?
2. Каково значение воды как растворителя?
3. Что такое теплопроводность и теплоемкость воды?
4. Почему считают, что вода является идеальной жидкостью для клетки?
5. Какова роль воды в клетке?
6. Какие структурные и физико-химические свойства воды определяют ее биологическую роль в клетке?

Образование кристаллов льда в клетках может приводить к их повреждению и гибели. Известно, что растворы разных веществ замерзают при более низкой температуре, чем чистая вода. Поэтому некоторые организмы накапливают в своих тканях вещества, предотвращающие замерзание и образование кристаллов льда. Так, лягушки способны оживать после вмерзания в лед. Это обеспечивается повышенным содержанием в их клетках глюкозы и некоторых других веществ.

§ 8 Минеральные вещества и их роль в клетке

1. Какие вещества называются минеральными?
2. Какой процесс называется диссоциацией?
3. Что такое ионы?

Минеральные вещества клетки. Большая часть минеральных веществ клетки находится в виде солей, диссоциированных на ионы, либо в твердом состоянии.

В цитоплазме практически любой клетки имеются *кристаллические включения*, состоящие, как правило, из слаборастворимых солей кальция и фосфора. Кроме них могут содержаться двуокись кремния и другие неорганические вещества. Они используются для образования опорных структур клетки (например, минеральный скелет радиолярий) и организма: минерального вещества костной ткани (соли кальция и фосфора), раковин моллюсков (соли кальция), хитина (соли кальция) и др.

Неорганические ионы, имеющие немаловажное значение для обеспечения процессов жизнедеятельности клетки, представлены катионами (K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, NH_3^+) и анионами (Cl^-, HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$, HCO_3^-, NO_3^-, PO_4^{3-}, CO_3^{2-}) минеральных солей. Концентрация катионов и анионов в клетке и в окружающей ее среде различна. В результате образуется разность потенциалов между содержимым клетки и окружающей ее средой, обеспечивающая такие важные процессы, как раздражимость и передача возбуждения по нерву или мышце.

По своей реакции растворы могут быть кислыми, основными и нейтральными. Кислотность или основность раствора определяется концентрацией в нем ионов H^+. Эту концентрацию выражают при помощи водородного показателя — pH («пэ-аш»). Нейтральной реакции жидкости отвечает pH = 7,0, кислой реакции — pH < 7,0 и основной — pH > 7,0. Протяженность шкалы pH — от 0 до 14,0.

Значение pH в клетках примерно равно 7,0. Изменение его на одну-две единицы губительно для клетки. Постоянство pH в клетках

поддерживается благодаря буферным свойствам их содержимого. *Буферным* называют раствор, содержащий смесь какой-либо слабой кислоты и ее растворимой соли. Когда кислотность (концентрация ионов H^+) увеличивается, свободные анионы, источником которых является соль, легко соединяются со свободными ионами H^+ и удаляют их из раствора. Когда кислотность снижается, высвобождаются дополнительные ионы H^+. Так в буферном растворе поддерживается относительно постоянная концентрация ионов H^+. Некоторые органические соединения, в частности белки, также имеют буферные свойства.

Являясь компонентами ***буферных систем*** организма, ионы определяют их свойства — способность поддерживать pH на постоянном уровне (близко к нейтральной реакции), несмотря на то что в процессе обмена веществ непрерывно образуются кислые и щелочные продукты. Так, фосфатная буферная система млекопитающих, состоящая из HPO_4^{2-} и $H_2PO_4^-$, поддерживает pH внутриклеточной жидкости в пределах 6,9—7,4. Главной буферной системой внеклеточной среды (плазмы крови) служит бикарбонатная система, состоящая из H_2CO_3 и HCO_4^- и поддерживающая pH на уровне 7,4.

Соединения азота, фосфора, кальция и другие неорганические вещества используются для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.).

Ионы некоторых металлов (Mg, Ca, Fe, Zn, Cu, Mn, Mo, Br, Co) являются компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов или активируют их. Например, ион Fe входит в состав гемоглобина крови, ион Zn — гормона инсулина. При их недостатке нарушаются важнейшие процессы жизнедеятельности клетки.

Буферная система.

? 1. В каком виде минеральные вещества представлены в живых организмах?
2. Какова роль неорганических ионов в клетке?
3. Какова роль ионов в буферных системах организма?
4. Почему недостаток или отсутствие ионов некоторых металлов приводит к нарушению жизнедеятельности клеток?

Важную роль для жизнедеятельности организмов играют неорганические кислоты и их соли. Так, соляная кислота входит в состав желудочного сока и создает условия для переваривания белков пищи. Остатки серной кислоты способствуют выведению из организма нерастворимых в воде веществ.

§ 9 Углеводы и их роль в жизнедеятельности клетки

1. Какие вещества, относящиеся к углеводам, вам известны?
2. Какую роль играют углеводы в живом организме?

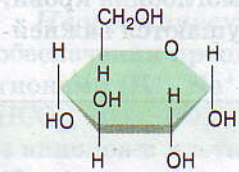
Углеводы и их классификация. *Углеводы*, или *сахариды*, входят в состав клеток всех живых организмов. Содержание углеводов в животных клетках составляет 1—5%, а в некоторых растительных клетках может достигать до 90%.

Различают три основных класса углеводов: моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

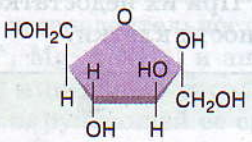
Моносахариды (греч. monos — один) — бесцветные, кристаллические вещества, легко растворимые в воде и имеющие сладкий вкус.

Из моносахаридов наибольшее значение для живых организмов имеют *рибоза*, *дезоксирибоза*, *глюкоза*, *фруктоза*, *галактоза* (рис. 8).

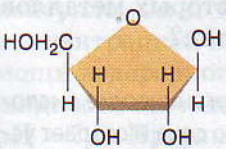
Рибоза входит в состав РНК, АТФ, витаминов группы В, ряда ферментов. Дезоксирибоза входит в состав ДНК. Глюкоза (виноградный сахар) является мономером полисахаридов (крахмала, гликогена, целлюлозы). Она есть в клетках всех организмов. Фруктоза входит в состав олигосахаридов, например сахарозы. В свободном виде содержится в клетках растений. Галактоза также входит в состав некоторых олигосахаридов, например лактозы.



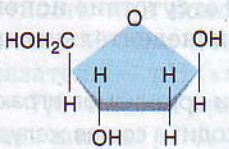
Глюкоза
$C_6H_{12}O_6$



Фруктоза
$C_6H_{12}O_6$



Рибоза
$C_5H_{10}O_5$



Дезоксирибоза
$C_5H_{10}O_4$

Рис. 8. *Моносахариды*

Олигосахариды (греч. oligos — немного) образованы двумя (тогда их называют *дисахариды*) или несколькими моносахаридами, связанными ковалентно друг с другом с помощью гликозидной связи. Большинство олигосахаридов растворимы в воде и имеют сладкий вкус.

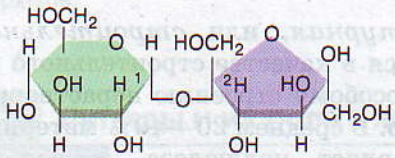
Из олигосахаридов наиболее широко распространены дисахариды: *сахароза* (тростниковый сахар), *мальтоза* (солодовый сахар), *лактоза* (молочный сахар) (рис. 9).

Полисахариды (греч. poly — много) являются полимерами и состоят из неопределенно большого (до нескольких сотен или тысяч) числа остатков молекул моносахаридов, соединенных ковалентными связями. К ним относятся *крахмал*, *гликоген*, *целлюлоза*, *хитин* и др. Интересно, что крахмал, гликоген и целлюлоза, играющие важную роль в живых организмах, построены из мономеров глюкозы, но связи в их молекулах различны. Кроме того, у целлюлозы цепи не ветвятся, а у гликогена они ветвятся сильнее, чем у крахмала (рис. 10).

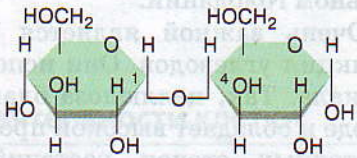
С увеличением количества мономеров растворимость полисахаридов уменьшается и исчезает сладкий вкус.

Некоторые углеводы способны образовывать комплексы с белками (*гликопротеиды*) и липидами (*гликолипиды*).

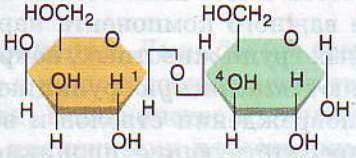
Функции углеводов. Основная функция углеводов — *энергетическая*. При их ферментативном расщеплении и окислении молекул углеводов выделяется энергия, которая обеспечивает жизнедеятель-



Сахароза (глюкоза + фруктоза)



Мальтоза (глюкоза + глюкоза)



Лактоза (галактоза + глюкоза)

Рис. 9. *Дисахариды*

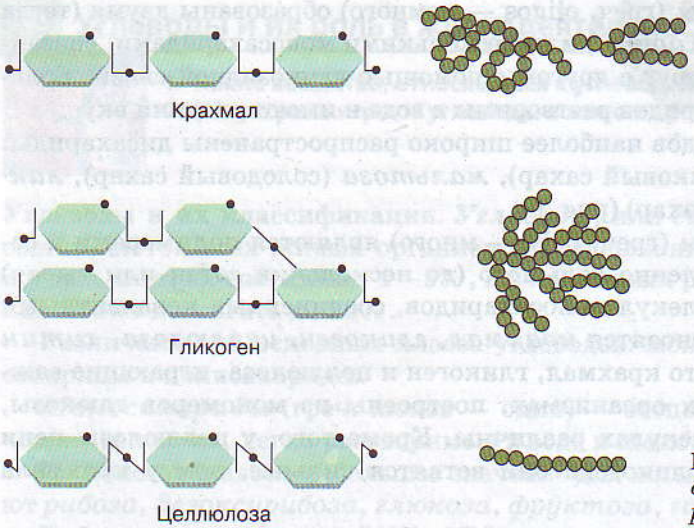


Рис. 10. *Схема строения полисахаридов*

ность организма. При полном расщеплении 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж.

Углеводы выполняют *запасающую* функцию. При избытке они накапливаются в клетке в качестве запасающих веществ (крахмал, гликоген) и при необходимости используются организмом как источник энергии. Усиленное расщепление углеводов происходит, например, при прорастании семян, интенсивной мышечной работе, длительном голодании.

Очень важной является *структурная*, или *строительная*, функция углеводов. Они используются в качестве строительного материала. Так, целлюлоза благодаря особому строению нерастворима в воде и обладает высокой прочностью. В среднем 20—40% материала клеточных стенок растений составляет целлюлоза, а волокна хлопка — почти чистая целлюлоза, и именно поэтому они используются для изготовления тканей.

Хитин входит в состав клеточных стенок некоторых простейших и грибов. В качестве важного компонента наружного скелета хитин встречается у отдельных групп животных, например у членистоногих.

Углеводы выполняют *защитную* функцию. Так, камеди (смолы, выделяющиеся при повреждении стволов и веток растений, например слив, вишен), препятствующие проникновению в раны болезнетворных микроорганизмов, являются производными моносахаридов.

Твердые клеточные стенки одноклеточных и хитиновые покровы членистоногих, в состав которых входят углеводы, также выполняют защитные функции.

Углеводы. Моносахариды. Олигосахариды. Полисахариды.

? 1. Какие углеводы называются моно-, олиго- и полисахаридами?
2. Какие функции выполняют углеводы в живых организмах?
3. Почему углеводы считаются главными источниками энергии в клетке?

▶ Обычно в клетке животных организмов содержится около 1% углеводов, в клетках печени их содержание доходит до 5%, а в растительных клетках — до 90%. Подумайте и объясните почему.

Углеводы являются производными многоатомных спиртов и состоят из углерода, водорода и кислорода. Химики определяют эти соединения как многоатомные оксиальдегиды или многоатомные оксикетоны. Название «углеводы» хотя и является устаревшим, но и по сей день широко используется, в том числе и в научной литературе. Свое название этот класс соединений получил потому, что у большинства из них соотношение водорода и кислорода в молекуле такое же, как и в воде. Общая формула углеводов $C_n(H_2O)_m$, где n не меньше 3. Однако не все соединения, относящиеся к классу углеводов, соответствуют данной формуле.

§ 10 Липиды и их роль в жизнедеятельности клетки

1. Какие липиды вам известны?
2. Какие продукты питания богаты жирами?
3. Какова роль липидов в организме?

Липиды и их классификация. *Липиды* (от греч. lipos — жир) — обширная группа жиров и жироподобных веществ, которые содержатся во всех живых клетках. Большинство их неполярны и, следовательно, гидрофобны. Они практически нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях (бензин, хлороформ, эфир и др.).

В некоторых клетках липидов очень мало, всего несколько процентов, а вот в клетках подкожной жировой клетчатки млекопитающих и семенах, например подсолнечника, их содержание достигает 90%.

По химическому строению липиды весьма разнообразны.

Нейтральные жиры — наиболее простые и широко распространенные липиды. Их молекулы образуются в результате присоединения трех остатков высокомолекулярных жирных кислот к одной молекуле трехатомного спирта глицерина (рис. 11).

Среди соединений этой группы различают жиры, остающиеся твердыми при температуре 20 °С, и масла, которые в этих условиях становятся жидкими. Масла более типичны для растений, но могут встречаться и у животных.

Воска́ — сложные эфиры, образуемые жирными кислотами и многоатомными спиртами. Они покрывают кожу, шерсть, перья животных, смягчая их и предохраняя от действия воды. Восковой защитный слой покрывает также стебли, листья и плоды многих растений.

Фосфолипиды по своей структуре сходны с жирами, но в их молекуле один или два остатка жирных кислот замещены остатком фосфорной кислоты.

Фосфолипиды являются составным компонентом клеточных мембран.

Липиды могут образовывать сложные соединения с веществами других классов, например с белками — *липопротеиды* и с углеводами — *гликолипиды*.

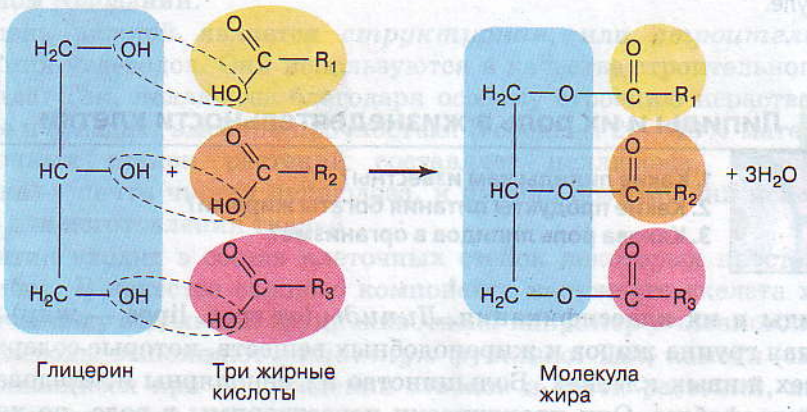


Рис. 11. *Образование молекулы жира из глицерина и трех жирных кислот (R_1, R_2, R_3 могут быть одинаковыми, но чаще бывают представлены разными жирными кислотами)*

Функции липидов. Одна из основных функций — *энергетическая*. При полном окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии. То есть жиры дают более чем в 2 раза больше энергии по сравнению с углеводами. У позвоночных животных примерно половина энергии, потребляемой клетками в состоянии покоя, образуется за счет окисления жиров.

Жиры являются основным *запасающим веществом* у животных, а также у некоторых растений. Они могут использоваться также в качестве источника воды (при окислении 1 г жира образуется более 1 г воды). Это особенно ценно для пустынных животных, обитающих в условиях дефицита воды.

Благодаря низкой теплопроводности липиды выполняют *защитную функцию*, т. е. служат для теплоизоляции организмов. Например, у многих позвоночных животных хорошо выражен подкожный жировой слой, что позволяет им жить в условиях холодного климата, а у китообразных он играет еще и другую роль — способствует плавучести.

Восковой налет на различных частях растений препятствует излишнему испарению воды, у животных он играет роль водоотталкивающего покрытия.

Липиды выполняют и *строительную функцию*, так как нерастворимость в воде делает их важнейшими компонентами клеточных мембран (фосфолипиды, липопротеины, гликолипиды, холестерин).

Многие производные липидов (например, гормоны коры надпочечников, половых желез, витамины A, D, E) участвуют в обменных процессах, происходящих в организме. Следовательно, этим веществам присуща и *регуляторная функция*.

Липиды. Воска. Фосфолипиды.

1. Какие вещества относятся к липидам?
2. Какое строение имеют жиры?
3. Какие функции выполняют липиды?
4. Какие клетки и ткани наиболее богаты липидами?

Стероиды — это липиды, не содержащие жирных кислот и имеющие особую структуру.

К стероидам относятся гормоны, в частности кортизон, вырабатываемый корой надпочечников, различные половые гормоны, витамины A, D, E, K и ростовые вещества растений. Стероид холестерин — важный компонент клеточных мембран

у животных, однако его избыток в организме может привести к заболеваниям сердечно-сосудистой системы и образованию желчных камней.
Необходимую для жизнедеятельности воду медведи, сурки и другие животные в спячке получают в результате окисления жира.

§ 11 Строение и функции белков

1. Почему белки считаются полимерами?
2. Какие функции белков вам известны?

Белки и их строение. Среди органических компонентов клетки самыми важными являются белки. Они очень разнообразны и по строению, и по функциям. Содержание белков в различных клетках может колебаться от 50 до 80%.

Белки представляют собой высокомолекулярные (молекулярная масса до 1,5 млн углеродных единиц) органические соединения. Кроме C, O, H, N, в состав белков могут входить S, P, Fe. Белки построены из мономеров, которыми являются аминокислоты. Поскольку в состав молекул белков может входить большое число аминокислот, то их молекулярная масса бывает очень большой.

В клетках разных живых организмов встречается свыше 170 различных аминокислот, но бесконечное разнообразие белков создается за счет различного сочетания всего 20 аминокислот. Из них может быть образовано 2 432 902 008 176 640 000 комбинаций, т. е. различных белков, которые будут обладать совершенно одинаковым составом, но различным строением. Но и это огромное число не предел — белок может состоять и из большего числа аминокислотных остатков, и, кроме того, каждая аминокислота может встречаться в белке несколько раз.

Молекула аминокислоты состоит из двух одинаковых для всех аминокислот частей, одна из которых является аминогруппой ($—NH_2$) с основными свойствами, другая — карбоксильной группой (—COOH) с кислотными свойствами. Часть молекулы, называемая радикалом (R), у разных аминокислот имеет различное строение (рис. 12).

Наличие в одной молекуле аминокислоты и основной, и кислотной групп обусловливает их амфотерность и высокую реактивность. Через эти группы происходят соединения аминокислот при образовании

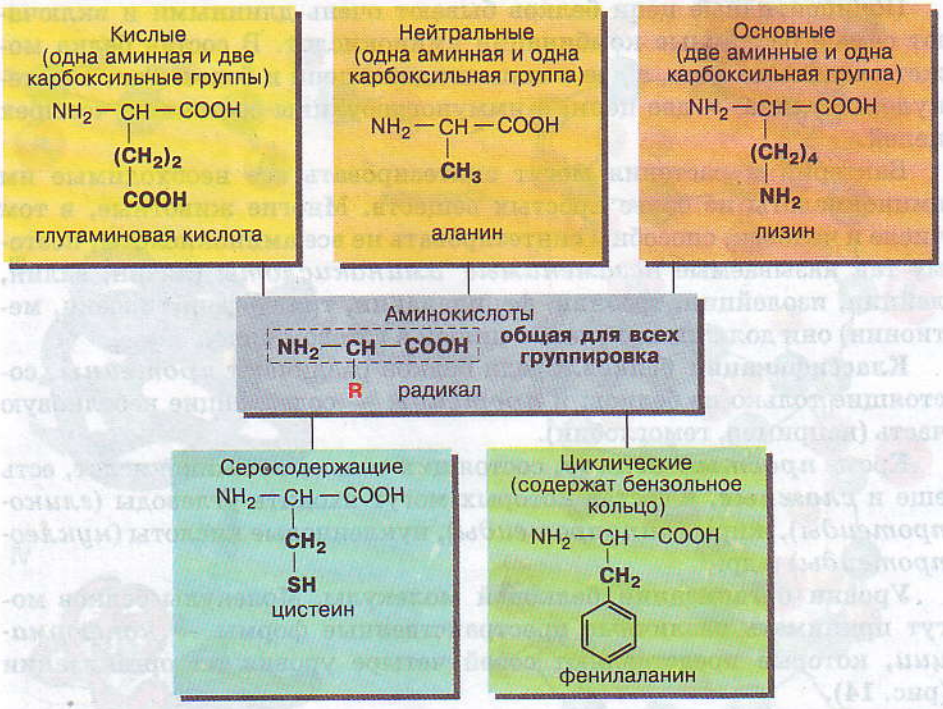


Рис. 12. *Разнообразие аминокислот*

белка. В ходе реакции полимеризации выделяется молекула воды, а освободившиеся электроны образуют ковалентную связь, которая получила название *пептидной* — образуется ***пептид*** (греч. peptos — сваренный). К свободным карбоксильной и аминогруппе могут присоединяться другие аминокислоты, удлиняя «цепь», называющуюся *полипептидной*. На одном конце такой цепи всегда будет группа NH_2 (этот конец называется *N*-концом), а на другом конце — группа COOH (этот конец получил название *C*-конца) (рис. 13).

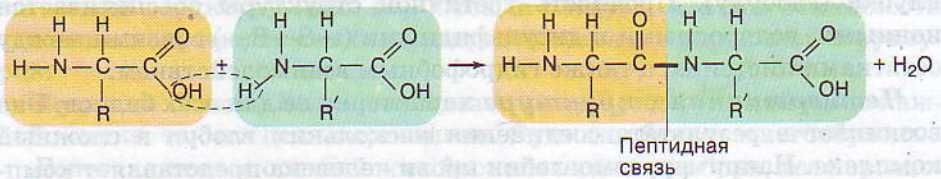


Рис. 13. *Схема образования пептидной связи*

Полипептидные цепи белков бывают очень длинными и включают самые различные комбинации аминокислот. В состав белка может входить не одна, а две полипептидные цепи и более. Так, в молекуле инсулина — две цепи, а иммуноглобулины состоят из четырех цепей.

Бактерии и растения могут синтезировать все необходимые им аминокислоты из более простых веществ. Многие животные, в том числе и человек, способны синтезировать не все аминокислоты, поэтому так называемые *незаменимые аминокислоты* (лизин, валин, лейцин, изолейцин, треонин, фенилаланин, триптофан, тирозин, метионин) они должны получать с пищей в готовом виде.

Классификация белков. Среди белков различают ***протеины***, состоящие только из белков, и ***протеиды*** — содержащие небелковую часть (например, гемоглобин).

Кроме ***простых белков***, состоящих только из аминокислот, есть еще и ***сложные***, в состав которых могут входить углеводы (*гликопротеиды*), жиры (*липопротеиды*), нуклеиновые кислоты (*нуклеопротеиды*) и др.

Уровни организации белковой молекулы. Молекулы белков могут принимать различные пространственные формы — *конформации*, которые представляют собой четыре уровня их организации (рис. 14).

Линейная последовательность аминокислот в составе полипептидной цепи представляет ***первичную структуру белка***. Она уникальна для любого белка и определяет его форму, свойства и функции.

Вторичная структура белков возникает в результате образования водородных связей между группами —COOH и —NH_2— разных аминокислотных остатков полипептидной цепи. Хотя водородные связи малопрочные, но благодаря их значительному количеству в комплексе они обеспечивают довольно прочную структуру.

Третичная структура представляет собой причудливую, но для каждого белка специфическую конфигурацию, имеющую вид клубка (глобулу). Прочность третичной структуры обеспечивается ионными, водородными и дисульфидными (—S—S—) связями между остатками цистеина, а также гидрофобным взаимодействием.

Четвертичная структура характерна не для всех белков. Она возникает в результате соединения нескольких глобул в сложный комплекс. Например, гемоглобин крови человека представляет комплекс из четырех таких субъединиц.

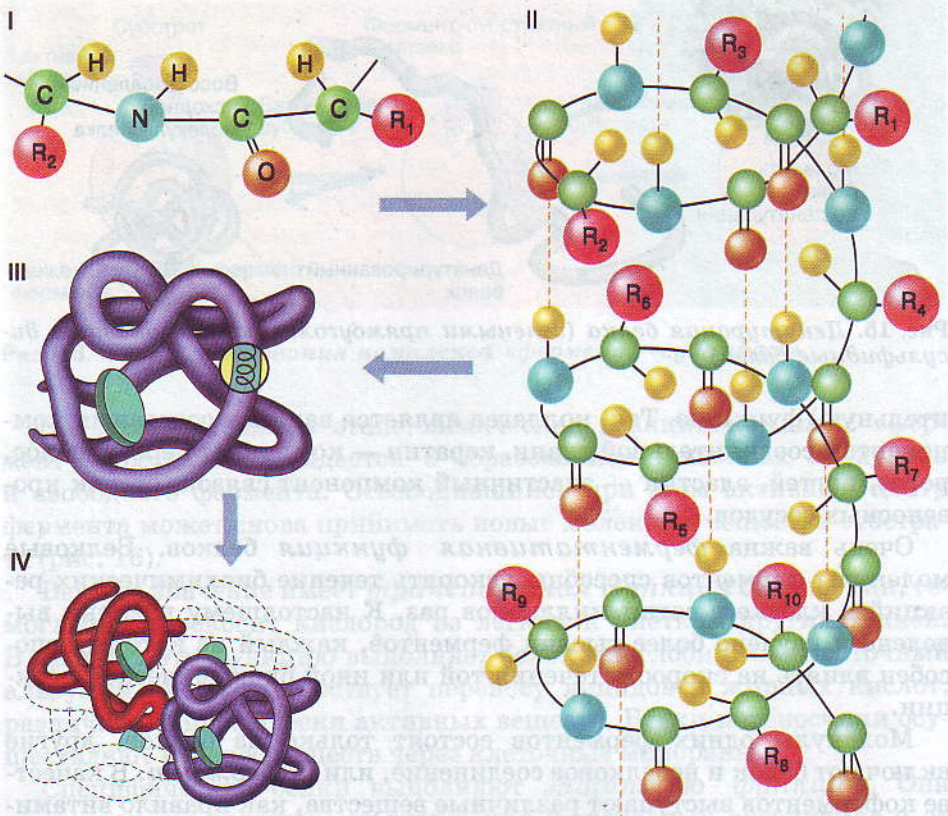


Рис. 14. *Уровни организации белковой молекулы: I, II, III, IV — первичная, вторичная, третичная, четвертичная структуры*

Утрата белковой молекулой своей природной структуры называется ***денатурацией***. Она может возникать под воздействием температуры, химических веществ, обезвоживания, облучения и других факторов. Если при денатурации не нарушена первичная структура, то при восстановлении нормальных условий белок способен воссоздавать свою структуру (рис. 15). Отсюда следует, что все особенности строения макромолекулы белка определяются его первичной структурой.

Функции белков. Белки выполняют целый ряд функций как в каждой клетке, так и в целом организме. Функции белков многообразны.

Белки являются основой всех биологических мембран, всех органоидов клетки, таким образом они выполняют *структурную* (стро-

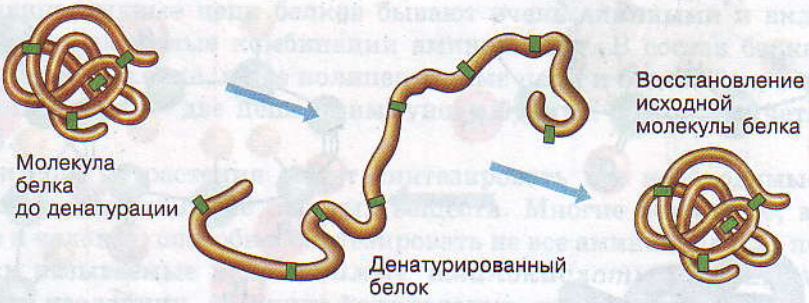


Рис. 15. *Денатурация белка (зелеными прямоугольниками показаны дисульфидные связи)*

ительную) функцию. Так, коллаген является важным составным компонентом соединительной ткани, кератин — компонент перьев, волос, рогов, ногтей, эластин — эластичный компонент связок, стенок кровеносных сосудов.

Очень важна *ферментативная функция* белков. Белковые молекулы ферментов способны ускорять течение биохимических реакций в клетке в сотни миллионов раз. К настоящему времени выделено и изучено более тысячи ферментов, каждый из которых способен влиять на скорость течения той или иной биохимической реакции.

Молекулы одних ферментов состоят только из белков, другие включают белок и небелковое соединение, или *кофермент*. В качестве коферментов выступают различные вещества, как правило витамины и неорганические — ионы различных металлов.

Ферменты участвуют как в процессах синтеза, так и распада. При этом ферменты действуют в строго определенной последовательности, они специфичны для каждого вещества и ускоряют только определенные реакции. Встречаются ферменты, которые катализируют несколько реакций. Избирательность действия ферментов на разные химические вещества связана с их строением. Каталитическая активность фермента определяется не всей его молекулой, а определенным участком молекулы фермента, который называется его *активным центром*. Субстрат взаимодействует с ферментом, причем связывание субстрата осуществляется именно в активном центре. Форма и химическое строение активного центра таковы, что с ним могут связываться только определенные молекулы в силу их пространственного соответствия, они подходят друг к другу, «как ключ к замку».

Рис. 16. *Схема образования комплекса «фермент—субстрат»*

На заключительном этапе химической реакции комплекс «фермент—субстрат» распадается с образованием конечных продуктов и свободного фермента. Освободившийся при этом активный центр фермента может снова принимать новые молекулы вещества-субстрата (рис. 16).

Важное значение имеет *транспортная функция* белков. Так, гемоглобин переносит кислород из легких к клеткам других тканей. В мышцах эту функцию выполняет белок миоглобин. Сывороточный альбумин крови способствует переносу липидов и жирных кислот, различных биологически активных веществ. Белки-переносчики осуществляют перенос веществ через клеточные мембраны.

Специфические белки выполняют *защитную функцию*. Они предохраняют организм от вторжения чужеродных организмов и от повреждения. Так, антитела, вырабатываемые лимфоцитами, блокируют чужеродные белки; интерфероны — универсальные противовирусные белки; фибриноген, тромбин и другие предохраняют организм от кровопотери, образуя тромб.

Многие живые существа для обеспечения защиты выделяют белки, называемые *токсинами*, которые в большинстве случаев являются сильными ядами. В свою очередь, некоторые организмы способны вырабатывать *антитоксины*, которые подавляют действие этих ядов.

Регуляторная функция присуща белкам-гормонам (регуляторам). Они регулируют различные физиологические процессы. Например, наиболее известным гормоном является инсулин, регулирующий содержание глюкозы в крови. При недостатке инсулина в организме возникает заболевание, известное как сахарный диабет.

Белки могут выполнять *энергетическую функцию*, являясь одним из источников энергии в клетке. При полном расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии. Но в качестве источника энергии белки используются крайне редко. Аминокислоты, высвобождающиеся при расщеплении белковых молекул, используются для построения новых белков.

Роль белка в жизни клетки огромна. Современная биология показала, что сходство и различие организмов определяются в конечном счете набором белков. Чем ближе организмы друг к другу в систематическом положении, тем более сходны их белки.

Белки. Протеины. Протеиды. Пептид. Пептидная связь. Простые и сложные белки. Первичная, вторичная, третичная и четвертичная структуры белков. Денатурация.

1. Какие вещества называются белками?
2. Что такое первичная структура белка?
3. Как образуются вторичная, третичная и четвертичная структуры белка?
4. Что такое денатурация белка?
5. По какому признаку белки делятся на простые и сложные?
6. Какие функции белков вам известны?
7. Какую роль выполняют белки-гормоны?
8. Какую функцию выполняют белки-ферменты?
9. Почему белки редко используются в качестве источника энергии?

Белок яйца является типичным протеином. Выясните, что с ним произойдет, если на него подействовать водой, спиртом, ацетоном, кислотой, щелочью, растительным маслом, высокой температурой и т. д.

1. Измельчите клубень сырого картофеля до состояния кашицы. Возьмите три пробирки и в каждую положите небольшое количество измельченного картофеля.
Первую пробирку поместите в морозилку холодильника, вторую — на нижнюю полку холодильника, а третью — в банку с теплой водой (t = 40 °C). Через 30 мин достаньте пробирки и в каждую капните небольшое количество пероксида водорода. Пронаблюдайте, что будет происходить в каждой пробирке. Объясните полученные результаты.

2. Возьмите три пробирки и в каждую из них положите небольшое количество измельченного сырого картофеля.
В первую пробирку с картофелем капните несколько капель воды, во вторую — несколько капель кислоты (столовый уксус), а в третью — щелочи.
Пронаблюдайте, что будет происходить в каждой пробирке. Объясните полученные результаты. Сделайте выводы.

Ферменты значительно превосходят другие катализаторы по специфичности, каталитической активности и способны действовать в мягких условиях (невысокие температуры, нормальное давление и т. д.). Они способны в течение миллисекунд обеспечить протекание сложных многостадийных реакций, для проведения которых химику в современной лаборатории потребовались бы дни, недели или даже месяцы. Например, одна молекула фермента каталазы расщепляет в 1 мин более 5 млн молекул пероксида водорода (H_2O_2), который образуется в организме при окислении различных соединений.

Так как молекулы белков, построенные из аминокислот, необычайно велики и сложны, то для их изображения используют специальную общепринятую символику. Каждая аминокислота обозначается тремя латинскими буквами.

Название аминокислоты	Символ	Название аминокислоты	Символ
Глицин	Gly	Аспарагин	Asn
Аланин	Ala	Глутаминовая кислота	Gly
Валин	Val	Глутамин	Gln
Лейцин	Leu	Цистеин	Cys
Изолейцин	Ile	Метионин	Met
Серин	Ser	Фенилаланин	Phe
Треонин	Thr	Тирозин	Tyr
Лизин	Lys	Триптофан	Trp
Аргинин	Arg	Гистидин	His
Аспарагиновая кислота	Asp	Пролин	Pro

Многие живые организмы способны вырабатывать одни аминокислоты из других и поэтому им не очень важно, какие аминокислоты содержатся в белках пищи. Но некоторые животные, в том числе человек, должны получать подавляющее число аминокислот с пищей, так как ряд аминокислот, называемых незаменимыми, в их организме не вырабатывается, но они необходимы для жизнедеятельности.

§ 12 Нуклеиновые кислоты и их роль в жизнедеятельности клетки

1. Какова роль ядра в клетке?
2. С какими органоидами клетки связана передача наследственных признаков?
3. Какие вещества называются нуклеиновыми кислотами?

Нуклеиновые кислоты и их типы. Нуклеиновые кислоты — самые крупные из молекул, образуемых живыми организмами. Их молекулярная масса может быть от 10 000 до нескольких миллионов углеродных единиц.

Так как наиболее высокое содержание нуклеиновых кислот обнаружено в ядрах клеток, то они и получили свое название от латинского «нуклеус» — ядро. Хотя теперь выяснено, что нуклеиновые кислоты есть и в цитоплазме, и в целом ряде органоидов — митохондриях, пластидах.

Нуклеиновые кислоты являются биополимерами, состоящими из мономеров — ***нуклеотидов***. Каждый нуклеотид состоит из фосфатной группы, пятиуглеродного сахара (пентозы) и азотистого основания (рис. 17).

Остаток фосфорной кислоты, связанный с пятым атомом С в пентозе, может соединяться ковалентной связью с гидроксильной группой возле третьего атома С другого нуклеотида. Обратите внимание: концы цепочки нуклеотидов, связанных в нуклеиновую кислоту, разные. На одном конце расположен связанный с пятым атомом пентозы фосфат, и этот конец называется 5′-концом (читается «пять-штрих»). На другом конце остается не связанная с фосфатом ОН-группа около третьего атома пентозы (3′-конец). Благодаря реакции полимеризации нуклеотидов образуются нуклеиновые кислоты (рис. 18).

В зависимости от вида пентозы различают два типа нуклеиновых кислот — ***дезоксирибонуклеиновые*** (сокращенно ***ДНК***) и ***рибонуклеиновые*** (***РНК***). Название кислот обусловлено тем, что молекула ДНК содержит дезоксирибозу, а молекула РНК — рибозу.

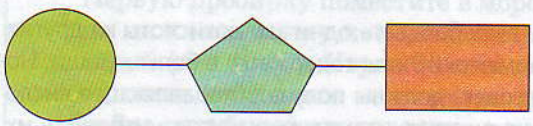


Рис. 17. *Общая формула нуклеотида*

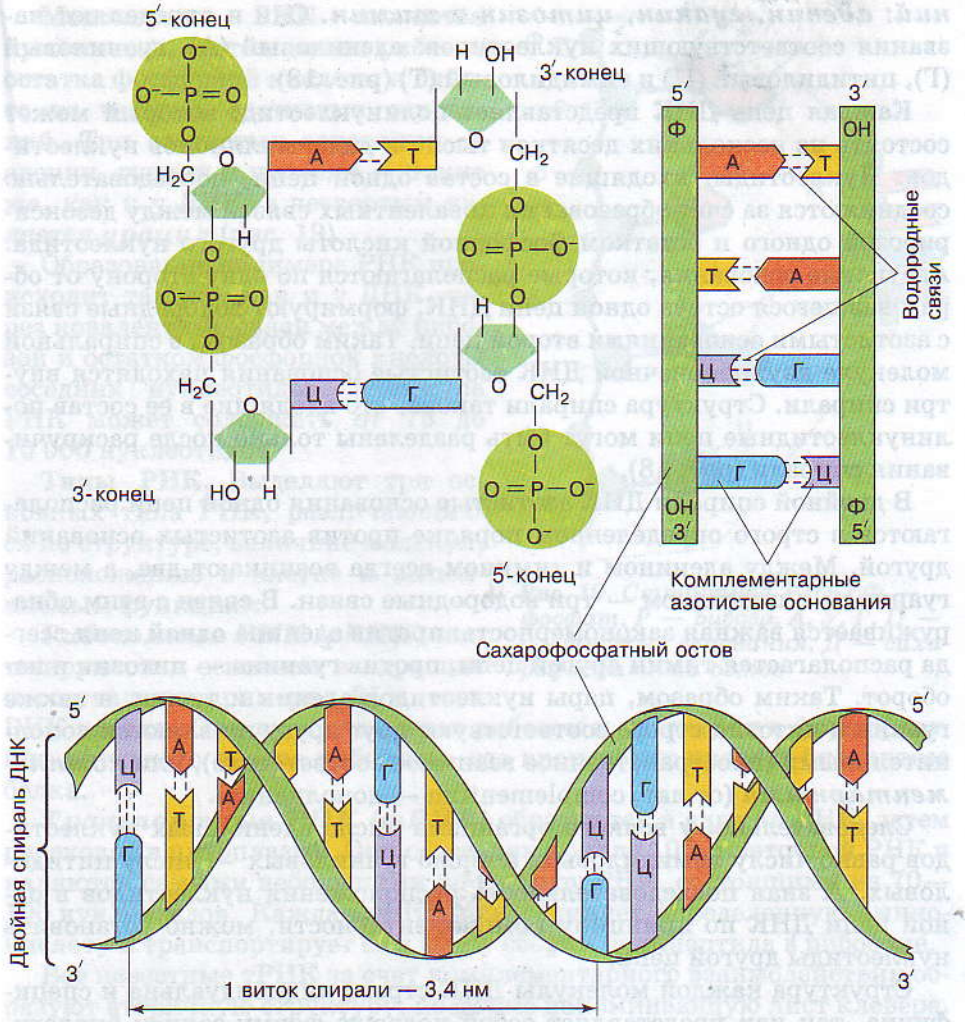


Рис. 18. *Структура ДНК*

Строение ДНК. Молекула ДНК имеет сложное строение. Она состоит из двух спирально закрученных цепей, которые по всей длине соединены друг с другом водородными связями. Такую структуру, свойственную только молекулам ДНК, называют *двойной спиралью.*

Нуклеотиды, входящие в состав ДНК, содержат дезоксирибозу, остаток фосфорной кислоты и одно из четырех ***азотистых основа-***

***ний*: *аденин*, *гуанин*, *цитозин* и *тимин*.** Они и определяют названия соответствующих нуклеотидов: адениловый (А), гуаниловый (Г), цитидиловый (Ц) и тимидиловый (Т) (рис. 18).

Каждая цепь ДНК представляет полинуклеотид, который может состоять из нескольких десятков тысяч и даже миллионов нуклеотидов. Нуклеотиды, входящие в состав одной цепи, последовательно соединяются за счет образования ковалентных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида. Азотистые основания, которые располагаются по одну сторону от образовавшегося остова одной цепи ДНК, формируют водородные связи с азотистыми основаниями второй цепи. Таким образом, в спиральной молекуле двухцепочечной ДНК азотистые основания находятся внутри спирали. Структура спирали такова, что входящие в ее состав полинуклеотидные цепи могут быть разделены только после раскручивания спирали (рис. 18).

В двойной спирали ДНК азотистые основания одной цепи располагаются в строго определенном порядке против азотистых оснований другой. Между аденином и тимином всегда возникают две, а между гуанином и цитозином — три водородные связи. В связи с этим обнаруживается важная закономерность: против аденина одной цепи всегда располагается тимин другой цепи, против гуанина — цитозин и наоборот. Таким образом, пары нуклеотидов аденин и тимин, а также гуанин и цитозин строго соответствуют друг другу и являются дополнительными (пространственное взаимное соответствие), или ***комплементарными*** (от лат. complementum — дополнение).

Следовательно, у всякого организма число адениловых нуклеотидов равно числу тимидиловых, а число гуаниловых — числу цитидиловых. А зная последовательность расположения нуклеотидов в одной цепи ДНК по принципу комплементарности, можно установить нуклеотиды другой цепи.

Структура каждой молекулы ДНК строго индивидуальна и специфична, так как представляет собой кодовую форму записи биологической информации (*генетический код*). Другими словами, с помощью четырех типов нуклеотидов в ДНК записана вся важная информация об организме, передающаяся по наследству последующим поколениям.

Молекулы ДНК в основном находятся в ядрах клеток, но небольшое их количество содержится в митохондриях и пластидах.

Строение РНК. Молекула РНК в отличие от молекулы ДНК — полимер, состоящий из одной цепочки значительно меньших размеров.

Мономерами РНК являются нуклеотиды, состоящие из рибозы, остатка фосфорной кислоты и одного из четырех азотистых оснований. Три азотистых основания — аденин, гуанин и цитозин — такие же, как и у ДНК, а четвертым является ***урацил*** (рис. 19).

Образование полимера РНК происходит так же, как и у ДНК, через ковалентные связи между рибозой и остатком фосфорной кислоты соседних нуклеотидов. Молекула РНК может содержать от 75 до 10 000 нуклеотидов.

Типы РНК. Выделяют три основных типа РНК, различающихся по структуре, величине молекул, расположению в клетке и выполняемым функциям.

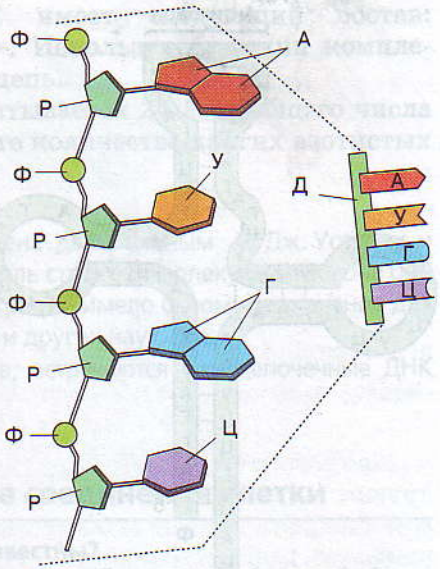


Рис. 19. *Структура РНК: Ф — фосфат, Р — рибоза, А, У, Г, Ц — азотистые основания, Д — сахарофосфатный остов*

Рибосомные РНК (рРНК) синтезируются в основном в ядрышке и составляют примерно 85% всех РНК клетки. Они входят в состав рибосом и участвуют в формировании активного центра рибосомы, где происходит процесс биосинтеза белка.

Транспортные РНК (тРНК) образуются в ядре на ДНК, затем переходят в цитоплазму. Они составляют около 10% клеточной РНК и являются самыми небольшими по размеру РНК, состоящими из 70—100 нуклеотидов. Каждая тРНК присоединяет определенную аминокислоту и транспортирует ее к месту сборки полипептида в рибосоме.

Все известные тРНК за счет комплементарного взаимодействия образуют вторичную структуру, по форме напоминающую лист клевера. В молекуле тРНК есть два активных участка: триплет-антикодон на одном конце и акцепторный конец на другом (рис. 20).

Каждой аминокислоте соответствует комбинация из трех нуклеотидов — триплет. Кодирующие аминокислоты триплеты — кодоны ДНК — передаются в виде информации триплетов (кодонов) иРНК. У верхушки клеверного листа располагается триплет нуклеотидов, который комплементарен соответствующему кодону иРНК. Этот триплет различен для тРНК, переносящих разные аминокислоты, и кодирует именно ту аминокислоту, которая переносится данной тРНК.

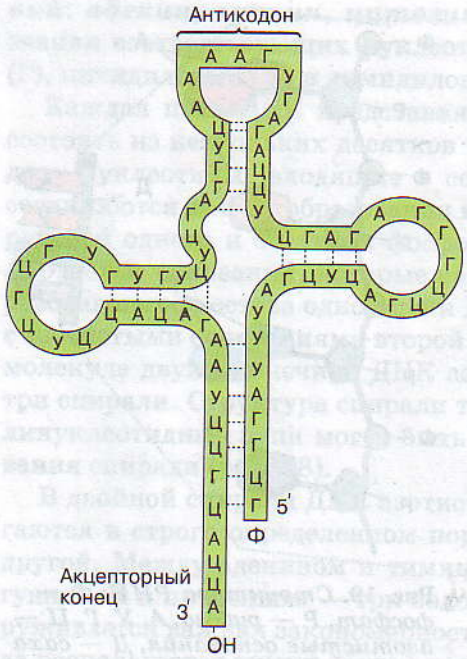


Рис. 20. *Схема строения тРНК*

Он получил название ***антикодон***.

Акцепторный конец является «посадочной площадкой» для аминокислоты.

Информационные, или матричные, РНК (иРНК) составляют около 5% всей клеточной РНК. Они синтезируются на участке одной из цепей молекулы ДНК и передают информацию о структуре белка из ядра клеток к рибосомам, где эта информация реализуется. В зависимости от объема копируемой информации молекула иРНК может иметь различную длину.

Таким образом, различные типы РНК представляют собой единую функциональную систему, направленную на реализацию наследственной информации через синтез белка.

Молекулы РНК находятся в ядре, цитоплазме, рибосомах, митохондриях и пластидах клетки.

Все типы РНК, за исключением генетической РНК вирусов, не способны к самоудвоению и самосборке.

Нуклеиновая кислота. Нуклеотид. Дезоксирибонуклеиновая кислота, или ДНК. Рибонуклеиновая кислота, или РНК. Азотистые основания: аденин, гуанин, цитозин, тимин, урацил. Комплементарность. Транспортная РНК (тРНК). Рибосомная РНК (рРНК). Информационная РНК (иРНК).

? 1. Какое строение имеет нуклеотид?
2. Какое строение имеет молекула ДНК?
3. В чем заключается принцип комплементарности?
4. Что общего и какие различия имеются в строении молекул ДНК и РНК?
5. Какие типы молекул РНК вам известны? Какова их функция?

▶ Фрагмент одной цепи ДНК имеет следующий состав: А—А—Г—Г—Ц—Ц—Ц—Т—Т—. Используя принцип комплементарности, достройте вторую цепь.

В молекуле ДНК тиминов насчитывается 24% от общего числа азотистых оснований. Определите количество других азотистых оснований в этой молекуле.

Нобелевская премия 1962 г. была присуждена двум ученым — Дж. Уотсону и Ф. Крику, которые в 1953 г. предложили модель строения молекулы ДНК. Она была подтверждена экспериментально. Это открытие имело огромное значение для развития генетики, молекулярной биологии и других наук.

У вирусов, в отличие от других организмов, встречаются одноцепочечные ДНК и двухцепочечные РНК.

§ 13 АТФ и другие органические соединения клетки

1. **Какие виды энергии вам известны?**
2. **Почему для жизнедеятельности любого организма необходима энергия?**
3. **Какие витамины вам известны? Какова их роль?**

АТФ. Строение. Функции. Нуклеотиды являются структурной основой для целого ряда важных для жизнедеятельности органических веществ. Наиболее широко распространенными среди них являются макроэргические соединения (высокоэнергетические соединения, содержащие богатые энергией, или макроэргические, связи), а среди последних — ***аденозинтрифосфат*** (***АТФ***).

АТФ состоит из азотистого основания аденина, углевода рибозы и (в отличие от нуклеотидов ДНК и РНК) трех остатков фосфорной кислоты (рис. 21).

АТФ — *универсальный хранитель и переносчик энергии в клетке*. Практически все идущие в клетке биохимические реакции, которые требуют затрат энергии, в качестве ее источника используют АТФ. При отделении одного остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в ***аденозиндифосфат*** (***АДФ***), если отделяется еще один остаток фосфорной кислоты (что бывает крайне редко), то АДФ переходит в ***аденозинмонофосфат*** (***АМФ***). При отделении третьего и второго остатков фосфорной кислоты освобождается большое количество энергии (до 40 кДж). Именно поэтому связь между этими остатками фосфорной кислоты называют ***макроэргической*** (она обозначается символом ~). Связь между рибозой и первым остатком фосфорной кис-

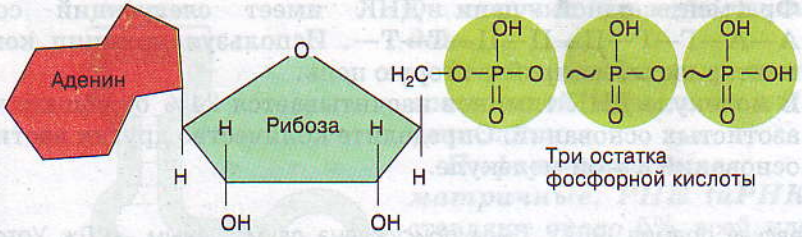


Рис. 21. *Строение молекулы АТФ*

лоты макроэргической не является, и при ее расщеплении выделяется всего около 14 кДж энергии.

$$АТФ + H_2O \rightarrow АДФ + H_3PO_4 + 40\ кДж,$$
$$АДФ + H_2O \rightarrow АМФ + H_3PO_4 + 40\ кДж.$$

Макроэргические соединения могут образовываться и на основе других нуклеотидов. Например, гуанозинтрифосфат (ГТФ) играет важную роль в ряде биохимических процессов, однако АТФ является наиболее распространенным и универсальным источником энергии для большинства биохимических реакций, протекающих в клетке. АТФ содержится в цитоплазме, митохондриях, пластидах и ядрах.

Витамины. Биологически активные органические соединения — витамины (от лат. vita — жизнь) совершенно необходимы в малых количествах для нормальной жизнедеятельности организмов. Они играют важную роль в процессах обмена, часто являясь составной частью ферментов.

Витамины обозначают латинскими буквами, хотя у каждого из них есть и название. Например, витамин С — аскорбиновая кислота, витамин А — ретинол и так далее. Одни витамины растворяются в жирах, и их называют жирорастворимыми (A, D, E, K), другие — растворимы в воде (C, B, PP, H) и соответственно называются водорастворимыми.

Как недостаток, так и избыток витаминов может привести к серьезным нарушениям многих физиологических функций в организме.

Аденозинтрифосфат (АТФ). Аденозиндифосфат (АДФ). Аденозинмонофосфат (АМФ). Макроэргическая связь.

1. Какое строение имеет молекула АТФ?
2. Какую функцию выполняет АТФ?
3. Какие связи называются макроэргическими?
4. Какую роль выполняют в организме витамины?

Сравните АТФ с ДНК и РНК. В чем их сходство и различия?

Витамины были открыты русским врачом Н. И. Луниным в 1880 г. Термин «витамины» предложен в 1912 г. польским ученым К. Функом. В настоящее время известно около 50 витаминов. Суточная потребность в витаминах очень мала. Так, для человека меньше всего требуется витамина B_{12} — 0,003 мг/сут, а больше всего — витамина С — 75 мг/сут.

§ 14 Строение клетки. Клеточная мембрана. Ядро

1. **Перечислите царства живых организмов, клетки которых имеют ядро.**
2. **Трудами каких ученых была создана клеточная теория?**
3. **В чем основное отличие прокариотической клетки от эукариотической?**
4. **У всех ли эукариотических клеток есть ядро?**
5. **Каково строение клеточной мембраны?**

Сходство принципов построения клеток. Описывая клеточную теорию, мы уже говорили о том, что каждая клетка способна к самостоятельной деятельности: она может обмениваться веществами и энергией с внешней средой, расти, размножаться. Поэтому внутреннее строение клеток очень сложно и в большой степени зависит от тех функций, которые клетка выполняет в многоклеточном организме. Казалось бы, трудно сравнить форму и строение мышечной клетки, клетки ткани листа и стрекательной клетки гидры, и тем не менее принципы построения всех клеток едины. Разные клетки имеют гораздо больше общего, чем кажется на первый взгляд (рис. 22, 23).

Мембрана клетки. Каждая клетка покрыта ***плазматической (цитоплазматической) мембраной***, имеющей толщину 8—12 нм. Эта мембрана построена из двух слоев липидов (билипидный слой, или бислой) (рис. 24). Каждая молекула липида образована гидрофильной головкой и гидрофобным хвостом. В биологических мембранах молекулы липидов располагаются головками наружу, а хвостами внутрь (друг к другу). Двойной слой липидов обеспечивает барьерную функцию мембраны, не давая содержимому клетки растекаться и препятствуя проникновению в клетку опасных для нее веществ. В билипидный слой мембраны погружены многочисленные молекулы белков. Одни из них находятся на внешней стороне мембраны, другие — на внутренней, а третьи пронизывают всю мембрану насквозь. Мембранные белки выполняют целый ряд важнейших функций. Некоторые белки являются *рецепторами*, с помощью которых клетка воспринимает различные воздействия на свою поверхность. Другие белки

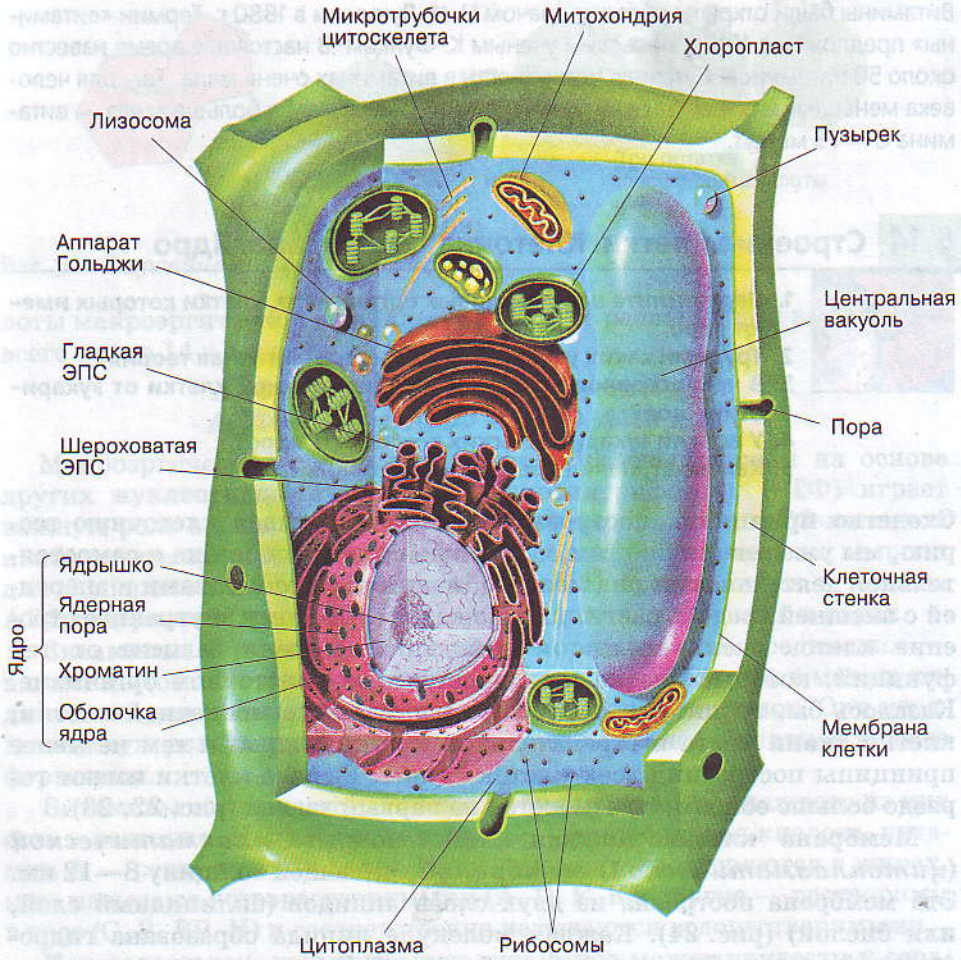


Рис. 22. *Растительная клетка*

образуют каналы, по которым осуществляется транспорт различных ионов в клетку и из нее. Третьи белки являются ферментами, обеспечивающими процессы жизнедеятельности в клетке. Как вы уже знаете, пищевые частицы не могут пройти через мембрану; они проникают в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза (рис. 25). Общее название фаго- и пиноцитоза — ***эндоцитоз***. Существует и обратный эндоцитозу процесс — ***экзоцитоз***, когда вещества, синтезированные в клетке (например, гормоны), упаковываются в мембранные пузырь-

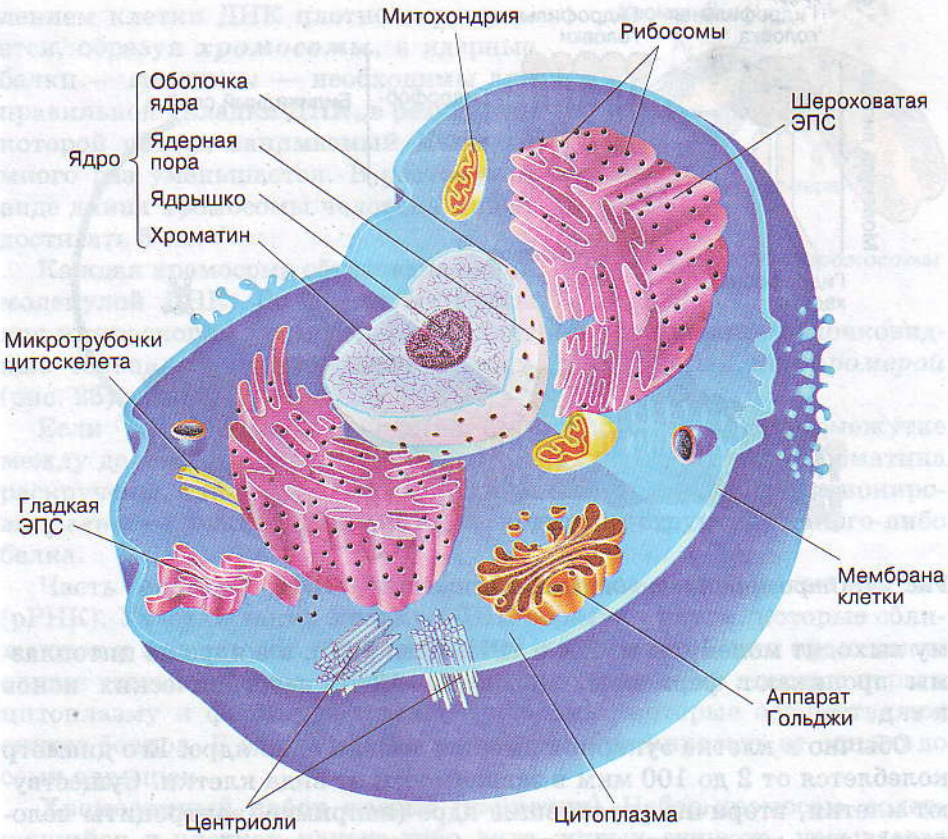


Рис. 23. *Животная клетка*

ки, которые подходят к клеточной мембране, встраиваются в нее, и содержимое пузырька выбрасывается из клетки. Таким же образом клетка может избавляться и от ненужных ей продуктов обмена.

Ядро клетки. Ядро — важнейшая структура в клетках эукариот. Оно представляет собой центр управления клетки и хранилище информации о ней. В ядре локализовано более 90% клеточной ДНК — вещества, являющегося носителем наследственной информации.

Обычно ядро имеет шаровидную форму и отделено от цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух мембран. Внутренняя мембрана — гладкая, а наружная переходит в каналы эндоплазматической сети (ЭПС). Общая толщина двумембранной ядерной оболочки составляет 30 нм. В ней имеется множество пор, по которым из ядра в цитоплаз-

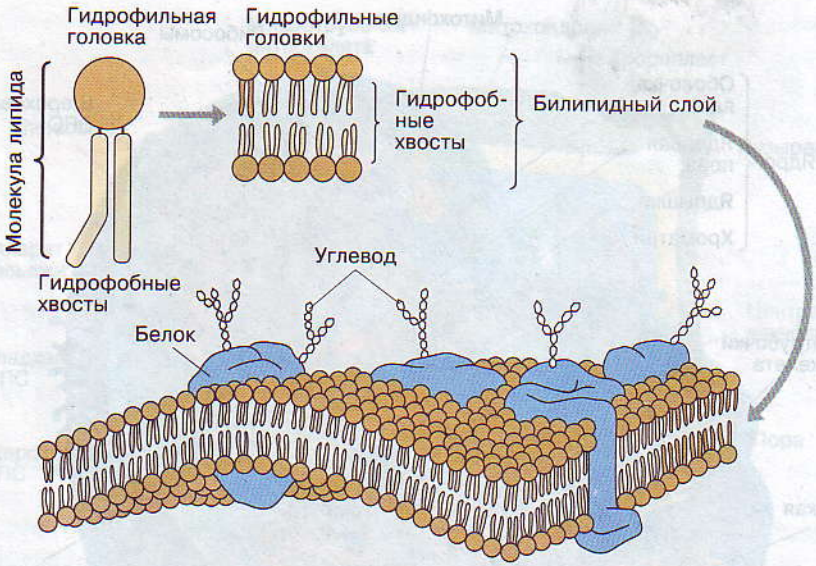


Рис. 24. *Строение клеточной мембраны*

му выходят молекулы иРНК и тРНК (см. § 26), а в ядро из цитоплазмы проникают ферменты, молекулы АТФ, неорганических ионов и т. д.

Обычно в клетке эукариот имеется только одно ядро. Его диаметр колеблется от 2 до 100 мкм в зависимости от вида клетки. Существуют клетки, вторично утратившие ядро (например, эритроциты человека), или многоядерные клетки (у одноклеточной инфузории-туфельки — два ядра, а в клетках поперечно-полосатых мышц и некоторых грибов — множество ядер).

У животной клетки ядро обычно расположено в ее центре, а у растительной, как правило, находится на периферии клетки. Содержимое ядра называется ***кариоплазмой***. В ней располагается хроматин и ядрышки. ***Хроматин*** — это ДНК, связанная с белками. Перед де-

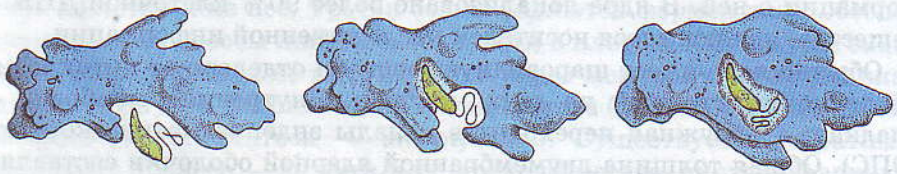


Рис. 25. *Фагоцитоз. Амеба, поглощающая эвглену*

лением клетки ДНК плотно скручивается, образуя ***хромосомы***, а ядерные белки — *гистоны* — необходимы для правильной укладки ДНК, в результате которой объем, занимаемый ДНК, во много раз уменьшается. В растянутом виде длина хромосомы человека может достигать 5 см.

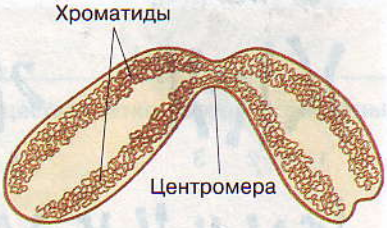


Рис. 26. *Строение хромосомы*

Каждая хромосома образована одной молекулой ДНК. Во время метафазы под микроскопом хромосомы выглядят как удлиненные палочковидные тельца, состоящие из двух плеч, разделенных *центромерой* (рис. 26).

Если рассмотреть содержимое клеточного ядра в промежутке между делениями (в *интерфазе*), то окажется, что нити хроматина раскручены, так как только в таком состоянии могут функционировать ***гены*** — участки ДНК, которые кодируют структуру какого-либо белка.

Часть молекул ДНК участвует в синтезе рибосомальной РНК (рРНК). Участки таких молекул ДНК образуют петли, которые сближаются и формируют так называемые ***ядрышки***. В них происходит синтез частей рибосом, которые затем проходят через ядерные поры в цитоплазму и формируют целые рибосомы, которые осуществляют синтез белков. В одной клетке может функционировать от одного до семи ядрышек.

Хромосомный набор клетки (кариотип). Набор хромосом, содержащийся в клетках какого-либо вида живых существ, называется ***кариотипом***. Кариотип неповторим, и даже если число хромосом в клетках каких-то двух видов будет одинаковым (например, у картофеля и шимпанзе по 48 хромосом в клетке), то форма и строение этих хромосом все равно будут различными.

Клетки, составляющие ткани любого многоклеточного организма, получили название *соматических*. Ядра таких клеток содержат, как правило, двойной, или ***диплоидный***, ***набор хромосом***, т. е. по две хромосомы одинакового вида (рис. 27). Исходно половина хромосом досталась каждой клетке от материнской яйцеклетки и столько же хромосом — от сперматозоида отца. Парные, т. е. абсолютно одинаковые хромосомы (одна от матери, другая от отца), получили название ***гомологичных хромосом***. Исключение представляют половые хромосомы; например, у всех млекопитающих это: *X* — доставшаяся от матери и одна из двух — *X* или *Y* — доставшаяся от отца.

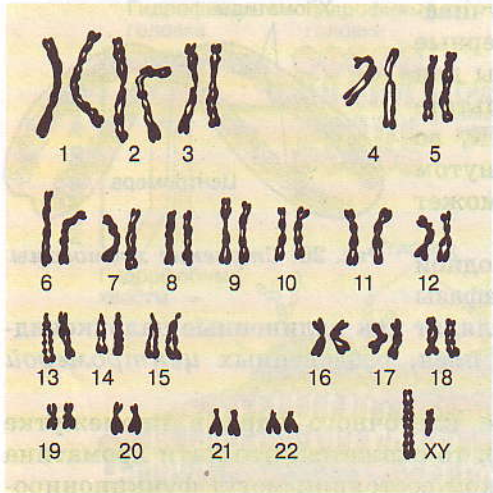


Рис. 27. *Кариотип человека (набор хромосом мужчины)*

Гаплоидный набор хромосом — это набор различных по размерам и форме хромосом клеток данного вида, но каждая хромосома представлена, в отличие от диплоидного набора, в единственном числе. Гаплоидный набор содержится в ядрах *половых* клеток (гамет). Если у пчелы диплоидный набор — 32 хромосомы, то гаплоидный соответственно — 16.

В интерфазе клеточного деления каждая хромосома удваивается и состоит из двух хроматид. При этом у человека в соматических клетках будет 92 хроматиды, попарно соединенные в 46 хромосом.

Цитоплазматическая мембрана. Эндоцитоз. Экзоцитоз. Ядро. Хроматин. Ядрышки. Кариоплазма. Кариотип. Хромосомы. Гомологичные хромосомы. Диплоидный и гаплоидный наборы хромосом.

? 1. Какое строение имеет мембрана клетки? Какие функции она выполняет?
2. Каково строение ядерной оболочки?
3. Какова функция ядра в клетке?
4. Что представляет собой хроматин?
5. Сколько молекул ДНК образуют одну хромосому?
6. Какую функцию выполняют ядрышки?
7. Какие клетки имеют не одно ядро, а несколько ядер?
8. Какие клетки не имеют ядер?

Роль ядра в клетке можно продемонстрировать в следующем опыте. Клетку амебы разделяют на две части, в одной из которых содержится ядро, а другая, естественно, оказывается без ядра. Первая часть быстро оправляется от травмы, питается, растет, начинает делиться. Вторая же часть существует несколько дней, а затем погибает. Но если в нее ввести ядро от другой амебы, то она быстро восстанавливается в нормальный организм, который способен выполнять все жизненные функции амебы.

§ 15 Строение клетки. Цитоплазма. Клеточный центр. Рибосомы

1. Приведите примеры живых существ, клетки которых способны сохранять постоянную форму.
2. Каковы функции рибосом?
3. Что такое цитоплазма?

Ядро управляет всеми процессами жизнедеятельности клетки. Эти процессы многообразны и сложны: клетка должна поддерживать свою форму, получать извне вещества для пластического и энергетического обмена, синтезировать органические вещества. Кроме того, любая клетка многоклеточного организма живет не только и не столько «для себя», но обязательно выполняет какие-то функции, необходимые для нормальной жизни всего многоклеточного организма. Поэтому каждая клетка представляет собой сложнейшую биохимическую «фабрику», во много раз более совершенную, чем любой созданный руками человека механизм или завод. И все эти многочисленные биохимические реакции протекают в цитоплазме и в органоидах клетки.

Цитоплазма клетки. Раньше полагали, что цитоплазма представляет собой что-то вроде киселя, содержащего необходимые для клетки питательные вещества и являющегося «материальной базой» для органоидов. Однако строение цитоплазмы оказалось намного сложнее. Основное вещество цитоплазмы получило название ***гиалоплазмы***. Она представляет собой густой бесцветный коллоидный раствор. Основа гиалоплазмы — вода (70—90% от массы), в ней много белков, обнаруживаются также липиды и различные неорганические соединения. В гиалоплазме протекают процессы обмена веществ в клетке, через нее происходит взаимодействие ядра и органоидов. Цитоплазма постоянно перемещается внутри клетки, что хорошо заметно по движению органоидов. У всех эукариот в цитоплазме имеется сложная опорная система — ***цитоскелет***. Он состоит из трех элементов: *микротрубочек*, *промежуточных филаментов* и *микрофиламентов*.

Микротрубочки пронизывают всю цитоплазму и представляют собой полые трубки диаметром 20—30 нм. Их стенки образованы специально закрученными нитями, построенными из белка тубулина. Сборка микротрубочек из тубулина происходит в *клеточном центре* (рис. 28). Микротрубочки прочны и образуют опорную основу цитоскелета. Часто они располагаются таким образом, чтобы противодействовать растяжению и сжатию клетки. Кроме механической функции, микротрубочки выполняют также и транспортную функцию,

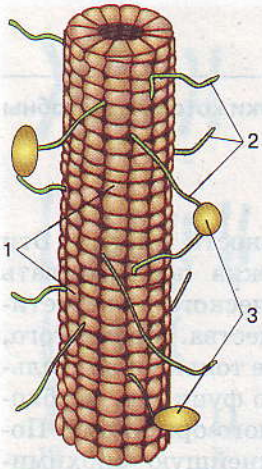


Рис. 28. *Строение микротрубочки: 1 — тубулиновые субъединицы; 2 — белки; 3 — перемещаемые частицы*

участвуя в переносе по цитоплазме различных веществ.

Промежуточные филаменты имеют толщину около 10 нм и также имеют белковую природу. Их функции в настоящий момент изучены недостаточно.

Микрофиламенты — белковые нити диаметром всего 4 нм. Их основа — белок актин. Иногда нити актина группируются в пучки. Микрофиламенты чаще всего располагаются вблизи от плазматической мембраны и способны менять ее форму, что очень важно, например, для процессов фагоцитоза и пиноцитоза.

Таким образом, цитоплазма пронизана структурами цитоскелета, поддерживающими форму клетки и обеспечивающими внутриклеточный транспорт. Цитоскелет может быстро «разбираться» и «собираться». Когда он собран, то по его структурам с помощью специальных белков могут перемещаться органоиды, попадая в те места клетки, где они нужны в данный момент.

Клеточный центр (центросома). Он расположен в цитоплазме вблизи от ядра и образован двумя ***центриолями*** — цилиндрами, расположенными перпендикулярно друг к другу (рис. 29). Диаметр каждой центриоли 150—250 нм, а длина — 300—500 нм. Стенка каждой

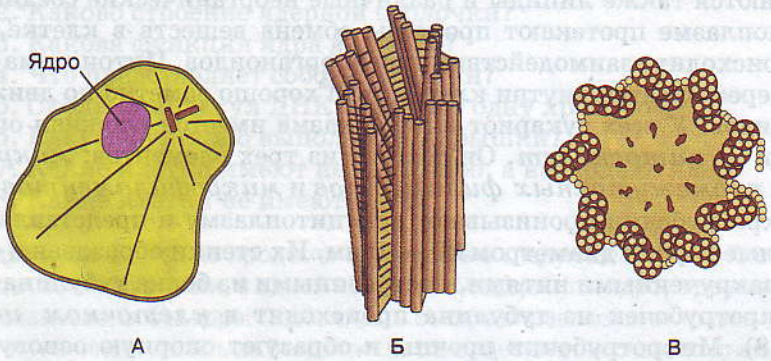


Рис. 29. *Строение клеточного центра: А — расположение клеточного центра в клетке вблизи ядра; Б — схема строения центриоли; В — центриоль на поперечном срезе*

центриоли состоит из девяти комплексов микротрубочек, а каждый комплекс (или триплет), в свою очередь, построен из трех микротрубочек. Триплеты центриоли соединены между собой рядом связок. Основной белок, образующий центриоли, — тубулин.

В область клеточного центра по цитоплазме транспортируется тубулин. Здесь из этого белка собираются элементы цитоскелета. Уже в собранном виде они направляются в различные участки цитоплазмы, где и выполняют свои функции.

Центриоли необходимы также для образования базальных телец ресничек и жгутиков. Перед делением клетки центриоли удваиваются. В процессе деления клетки они попарно расходятся к противоположным полюсам клетки и участвуют в образовании нитей веретена деления.

В клетках высших растений клеточный центр устроен по-другому и центриолей не содержит.

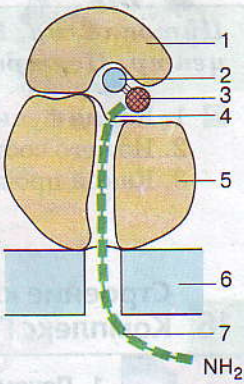


Рис. 30. *Строение рибосомы: 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — тРНК; 4 — аминокислота; 5 — большая субъединица; 6 — мембрана эндоплазматической сети; 7 — полипептидная цепь*

Рибосомы. Органоиды, необходимые клетке для синтеза белка, — это рибосомы. Их размер составляет примерно 20 × 30 нм; в клетке их насчитывается несколько миллионов. Рибосомы состоят из двух субъединиц — большой и малой (рис. 30). Каждая субъединица является комплексом рРНК с белками. Рибосомы формируются в области ядрышек ядра, а затем через ядерные поры выходят в цитоплазму. Они осуществляют синтез белков, а именно — сборку молекул белков из аминокислот, доставляемых к рибосоме тРНК. Между субъединицами рибосомы имеется щель, в которой располагается молекула иРНК, а на большой субъединице имеется бороздка, по которой сползает синтезируемая молекула белка. Таким образом, в рибосомах осуществляется процесс трансляции генетической информации, т. е. ее перевода с «языка нуклеотидов» на «язык аминокислот».

Рибосомы могут находиться в цитоплазме во взвешенном состоянии, но чаще они располагаются группами на поверхности эндоплазматической сети клетки. Считается, что свободные рибосомы синтезируют белки, необходимые для нужд самой клетки, а рибосомы, прикрепленные к ЭПС, изготовляют белки «на экспорт», т. е. такие белки, которые предназначены для использования во внеклеточном пространстве или в других клетках организма.

Цитоплазма. Гиалоплазма. Цитоскелет. Клеточный центр. Центриоли. Рибосомы.

? 1. Какие функции выполняет цитоскелет?
2. Из чего состоит клеточный центр?
3. Какой процесс осуществляется в рибосомах?

§ 16 Строение клетки. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи. Лизосомы. Клеточные включения

1. **Почему комплекс Гольджи хорошо развит в клетках желез внутренней секреции?**
2. **В каких клетках большинство органоидов отсутствует?**
3. **Что такое клеточные включения?**

Эндоплазматическая сеть (ЭПС). Эндоплазматическая сеть, или эндоплазматический ретикулум, представляет собой систему трубочек и полостей, пронизывающих цитоплазму клетки. ЭПС образована мембраной, которая имеет такое же строение, как и плазматическая мембрана. Трубочки и полости ЭПС могут занимать до 50% объема клетки и нигде не обрываются и не открываются в цитоплазму (рис. 31). Различают ***гладкую*** и ***шероховатую*** (гранулярную) ***ЭПС***. На шероховатой ЭПС расположено множество рибосом. Именно здесь синтезируется большинство белков. На поверхности гладкой ЭПС идет синтез углеводов и липидов. Вещества, синтезированные на мембранах ЭПС, переносятся внутрь трубочек ретикулума и по ним транспортируются к местам накопления или использования в биохимических реакциях. Шероховатая сеть лучше развита в тех клетках, которые синтезируют белки для нужд всего организма (например, белковые гормоны), а гладкая — в тех клетках, которые синтезируют, к примеру, сахара и липиды. В гладкой ЭПС, кроме того, накапливаются ионы кальция — важные регуляторы всех функций клеток и целого организма.

Комплекс (аппарат) Гольджи. Система внутриклеточных цистерн, в которых накапливаются вещества, синтезированные клеткой, носит название комплекса (аппарата) Гольджи. Здесь же эти вещества претерпевают дальнейшие биохимические превращения, упаковываются в мембранные пузырьки и переносятся в те места цитоплазмы, где они необходимы, или же транспортируются к клеточной мембране и выходят за пределы клетки (рис. 32). Комплекс Гольджи построен из

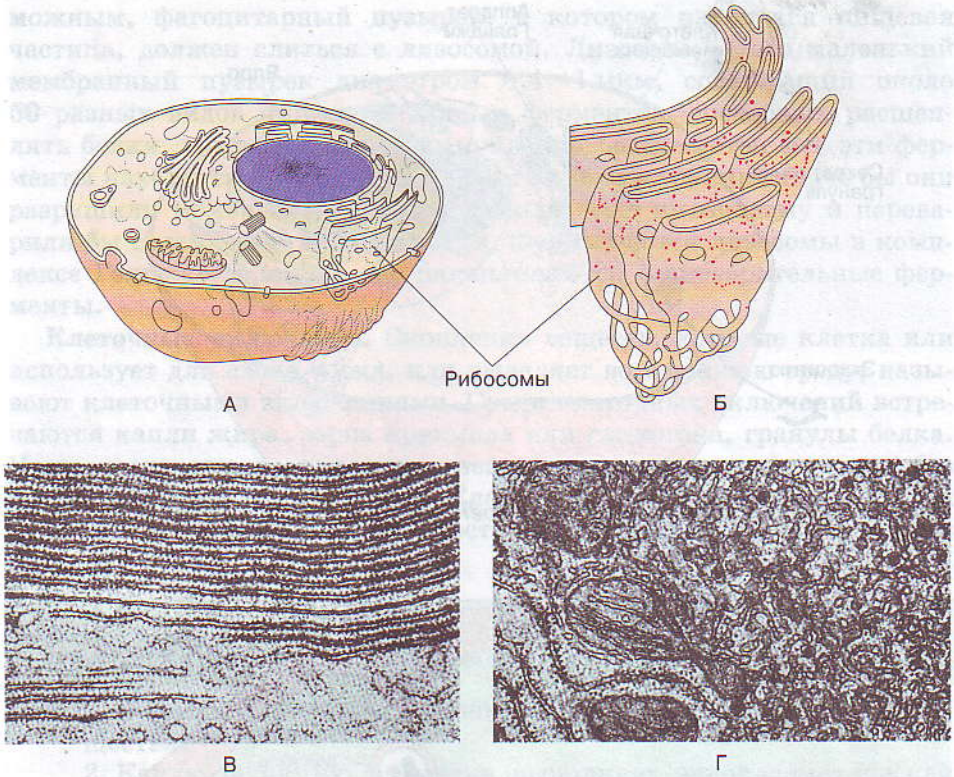


Рис. 31. *Строение эндоплазматической сети: А — расположение в клетке; Б — схема участка ЭПС; В — микрофотография участка шероховатой ЭПС; Г — микрофотография участка гладкой ЭПС*

мембран и расположен рядом с ЭПС, но не сообщается с ее каналами. Поэтому все вещества, синтезированные на мембранах ЭПС, переносятся в комплекс Гольджи внутри мембранных пузырьков, отпочковывающихся от ЭПС и сливающихся затем с комплексом Гольджи. Еще одна важная функция комплекса Гольджи — это сборка мембран клетки. Вещества, из которых состоят мембраны (белки, липиды), поступают в комплекс Гольджи из ЭПС, в полостях комплекса Гольджи собираются участки мембран, из которых изготовляются особые мембранные пузырьки. Они передвигаются по цитоплазме в те места клетки, где требуется достроить мембрану.

Лизосомы. Когда в клетку попадают пищевые частицы, их необходимо переварить, т. е. разрушить до таких веществ, которые клетка может использовать. Для того чтобы переваривание стало воз-

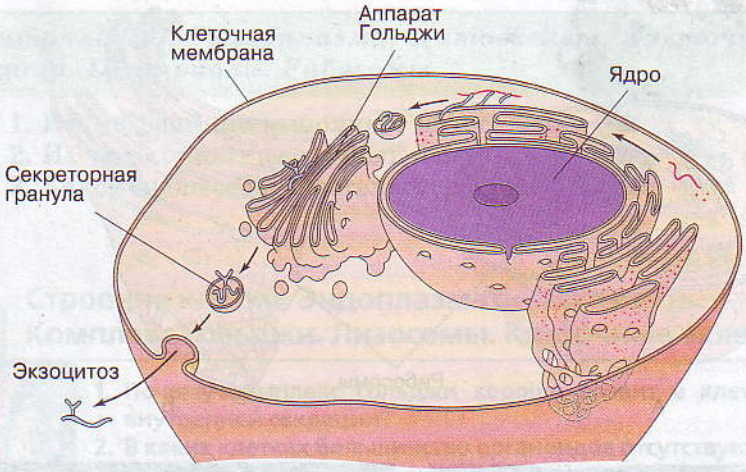


Рис. 32. *Схема расположения и строения аппарата Гольджи*

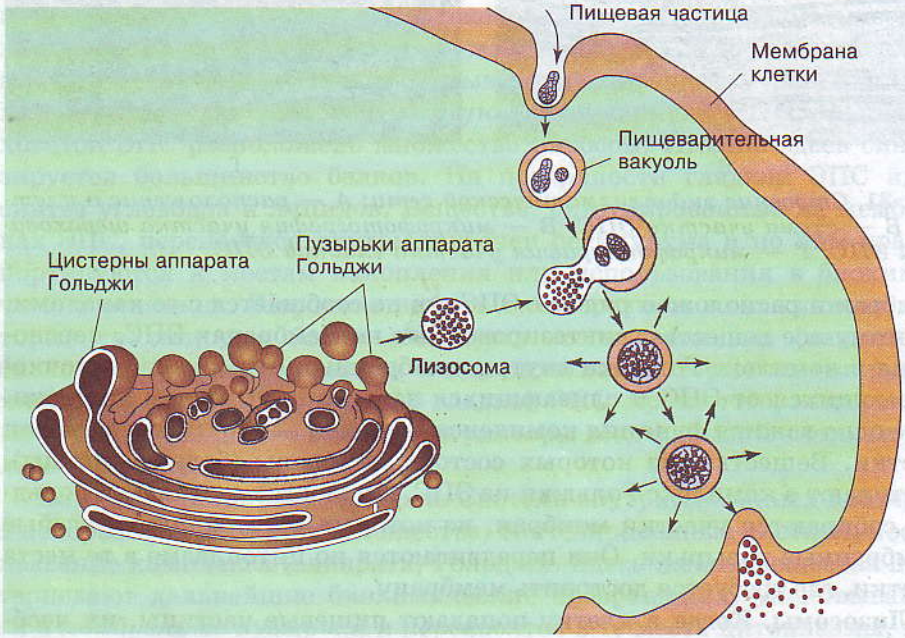


Рис. 33. *Схема переваривания пищевой частицы при участии лизосомы*

можным, фагоцитарный пузырек, в котором находится пищевая частица, должен слиться с лизосомой. Лизосома — это маленький мембранный пузырек диаметром 0,4—1 мкм, содержащий около 50 разных видов пищеварительных ферментов, способных расщеплять белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты. Все эти ферменты находятся в лизосомах в неактивном состоянии, иначе бы они разрушили мембрану лизосомы, вышли бы в цитоплазму и переварили бы содержимое самой клетки. Формируются лизосомы в комплексе Гольджи (рис. 33), где накапливаются пищеварительные ферменты.

Клеточные включения. Скопления веществ, которые клетка или использует для своих нужд, или выделяет во внешнюю среду, называют клеточными включениями. Среди клеточных включений встречаются капли жира, зерна крахмала или гликогена, гранулы белка. Чаще всего они расположены непосредственно в цитоплазме, без отделяющих от нее мембран. Клеточные включения не способны к «самостоятельной» деятельности и используются органоидами клетки.

Эндоплазматическая сеть: гладкая, шероховатая. Комплекс Гольджи. Лизосомы. Клеточные включения.

? 1. В каких клеточных органоидах перевариваются пищевые вещества?
2. Какую функцию в клетке выполняет эндоплазматическая сеть?
3. Какие функции выполняет комплекс Гольджи?
4. Какие клеточные включения вы знаете? Какова их роль в клетке?

Лизосомы и их ферменты используются клеткой также в тех случаях, когда необходимо заменить поврежденные участки клетки. При этом поврежденный участок окружается со всех сторон двойной мембраной, а затем с этой мембраной сливается лизосома. Таким образом, ферменты проникают внутрь изолированного участка и разрушают его, чтобы на его месте мог быть построен новый. Этот процесс получил название *аутофагии*.

У хищных растений, сходных с нашей росянкой, в аппарате Гольджи синтезируется и накапливается клейкая слизь для ловли насекомых.

В одной клетке можно одновременно наблюдать около ста лизосом различного размера и формы. Набор ферментов в различных лизосомах одной и той же клетки также сильно различается.

§ 17 Строение клетки. Митохондрии. Пластиды. Органоиды движения

1. Какие виды пластид содержат красные и оранжевые пигменты?
2. В каких органоидах клетки содержится ДНК?
3. Приведите примеры подвижных клеток.

Митохондрии. Органоиды клетки, участвующие в процессе клеточного дыхания и запасающие для клетки энергию в виде АТФ (т. е. в такой форме, в которой энергия доступна для использования во всех процессах клетки, требующих затрат энергии), имеют название «митохондрии». Митохондрии встречаются практически во всех клетках эукариот, за исключением некоторых паразитических простейших и эритроцитов млекопитающих. Количество митохондрий в клетке варьирует от единиц (сперматозоиды, некоторые водоросли и простейшие) до тысяч. Особенно много митохондрий в тех клетках, которые нуждаются в больших количествах энергии (у животных — клетки печени, мышечные клетки). Чаще всего митохондрии имеют шарообразную, овальную или палочковидную формы (рис. 34), но у некоторых грибов описаны гигантские разветвленные митохондрии, в нейронах — нитевидные митохондрии. Несмотря на разнообразие формы, все митохондрии имеют единый план строения. Они образованы двумя мембранами. Внешняя мембрана гладкая, а внутренняя образует многочисленные выступы и перегородки — *кристы*, имеющие большую поверхность. На кристах и происходят процессы клеточного дыхания, необходимые для синтеза АТФ.

Только митохондрии и пластиды, в отличие от других органоидов клетки, имеют собственную генетическую систему, обеспечивающую их самовоспроизводство. ДНК митохондрии имеет форму замкнутого кольца, как у прокариот. В митохондриях также имеется собственная РНК и особые рибосомы. Если клетке предстоит деление или она интенсивно расходует энергию, митохондрии начинают делиться и их число возрастает. Если же потребность в энергии снижена, то число митохондрий в клетках заметно уменьшается.

Пластиды. Органоиды, характерные только для растительных клеток, — это пластиды. (Исключение составляют некоторые жгутиковые простейшие, такие как эвглена зеленая и вольвокс.) Так же как митохондрии, они имеют двумембранную структуру и собственный генетический аппарат. Пластиды подразделяют на *хлоропласты*, содержащие хлорофилл; *хромопласты*, содержащие красные, оран-

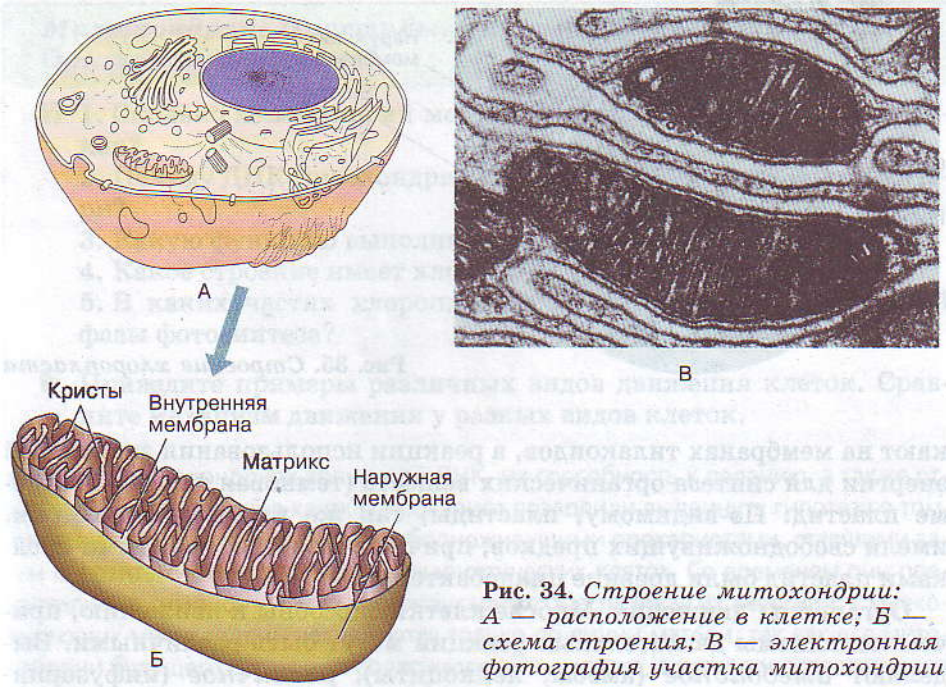


Рис. 34. *Строение митохондрии: А — расположение в клетке; Б — схема строения; В — электронная фотография участка митохондрии*

жевые и фиолетовые пигменты, и ***лейкопласты***, бесцветные, выполняющие в основном запасающие функции. Под воздействием яркого света лейкопласты начинают вырабатывать зеленый пигмент хлорофилл и становятся хлоропластами. Поэтому, кстати, зеленеют на свету клубни картофеля.

В клетках листьев растений осенью хлорофилл разрушается, и окраску листьев начинают определять другие пигменты — каротиноиды и антоцианы. Поэтому листья осенью окрашиваются в желтый, красный или оранжевый цвет.

В клетке листа обычно содержится несколько десятков хлоропластов (20—100 штук). Они имеют форму двояковыпуклых линз, их размер примерно 5 × 10 мкм. Под наружной гладкой мембраной находится внутренняя, складчатая. Из ее складок формируются плоские мешочки, называемые ***тилакоидами*** (рис. 35), а между тилакоидами располагается внутренняя среда хлоропласта — ***строма***. Часто тилакоиды собираются в стопки, которые называются ***граны***.

Хлоропласты — органоиды фотосинтеза. Реакции фотосинтеза, связанные с получением энергии за счет света (световая фаза), проте-

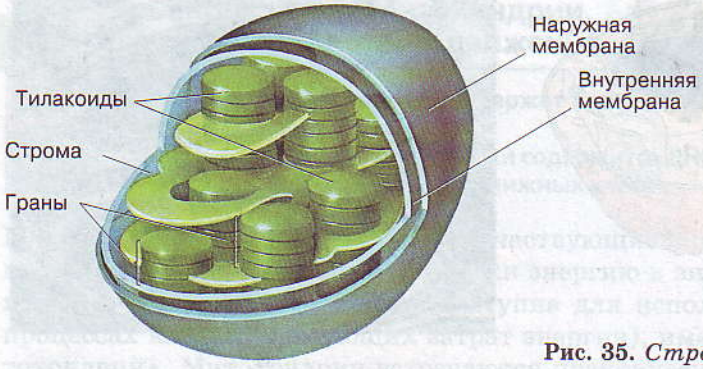


Рис. 35. *Строение хлоропласта*

кают на мембранах тилакоидов, а реакции использования запасенной энергии для синтеза органических веществ (темновая фаза) — в строме пластид. По-видимому, пластиды, так же как и митохондрии, имели свободноживущих предков, причем считается, что этими предками пластид были древние цианобактерии.

Органоиды движения. Многие клетки способны к движению, причем механизмы двигательных реакций могут быть различными. Выделяют *амебоидное* (амебы, лейкоциты), *ресничное* (инфузория-туфелька, клетки мерцательного эпителия дыхательных путей), *жгутиковое* (сперматозоиды, эвглена зеленая) и *мышечное* виды движения.

Жгутик всех эукариотических клеток имеет длину около 100 мкм. На поперечном срезе можно увидеть, что по периферии жгутика расположены 9 пар микротрубочек, а в центре — 2 пары микротрубочек.

Все пары микротрубочек связаны между собой. Белок, осуществляющий это связывание, меняет свою конформацию за счет энергии, выделяющейся при гидролизе АТФ. Это приводит к тому, что пары микротрубочек начинают двигаться друг относительно друга, жгутик изгибается и клетка начинает движение. Таков же механизм движения ресничек, длина которых составляет всего 10—15 мкм. Обычно у одной клетки бывает только один жгутик, а ресничек может быть очень много, и все их движения скоординированы, чем и обеспечивается движение клетки. Например, на поверхности одноклеточной инфузории-туфельки насчитывается до 15 000 ресничек, с помощью которых она может передвигаться со скоростью 3 мм/с. На каждой клетке ресничного эпителия, выстилающего верхние дыхательные пути, насчитывается до 250 ресничек.

Митохондрии. Пластиды. Тилакоиды. Граны. Строма. Органоиды движения.

? 1. Сколько митохондрий может содержаться в различных клетках?
2. Почему ДНК митохондрий наследуется только по линии матери?
3. Какую функцию выполняют лейкопласты?
4. Какое строение имеет хлоропласт?
5. В каких частях хлоропластов протекают реакции световой фазы фотосинтеза?

▶ Приведите примеры различных видов движения клеток. Сравните механизм движения у разных видов клеток.

Наличие в митохондриях кольцевой ДНК, их способность к делению, а также отсутствие митохондрий в клетках прокариот позволили выдвинуть гипотезу о том, что предки митохондрий были свободноживущими прокариотами, ставшими затем паразитами (или жертвами) эукариотических клеток. Со временем они превратились в симбионтов всех клеток эукариот, обеспечивая их энергией. У млекопитающих митохондрии наследуются только по линии матери, так как все митохондрии будущего организма содержатся в яйцеклетке, а при оплодотворении из сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки проникает только ядро. Поэтому, анализируя митохондриальную ДНК, можно проследить родственные связи по линии матери.

У одной из самых древних групп растений — водорослей в каждой клетке обычно находится всего по одному большому органоиду — хроматофору. У хламидомонады хроматофор чашевидный, у спирогиры — спиральный.

Клетки, имеющие жгутики, могут двигаться либо жгутиком вперед, либо жгутиком назад. Например, у эвглены зеленой жгутик расположен на переднем конце клетки.

§ 18 Сходства и различия в строении прокариотических и эукариотических клеток

1. Вспомните примеры многоядерных клеток.
2. Какую форму могут иметь бактерии?

Прокариоты. Древнейшие на Земле организмы не имеют клеточного ядра и называются прокариотами, т. е. доядерными. Они объединяются в отдельное царство — Дробянки, к которому относятся бакте-

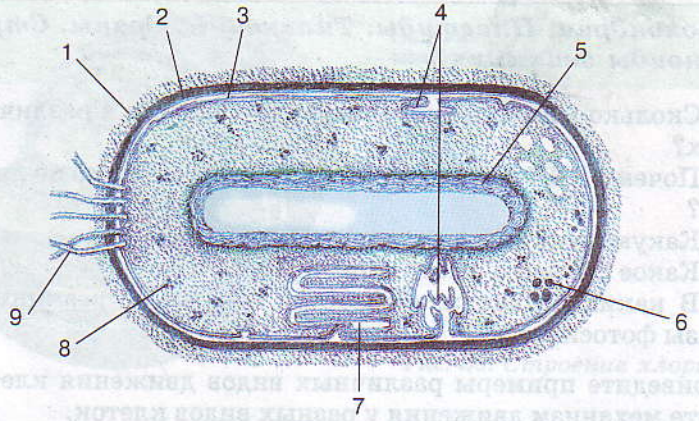


Рис. 36. *Схема строения прокариотической клетки: 1 — слой клейкой слизи; 2 — клеточная стенка; 3 — плазматическая мембрана; 4 — мезосомы; 5 — хромосома (кольцевая молекула ДНК); 6 — капли питательных веществ; 7 — складчатая фотосинтезирующая мембрана; 8 — рибосомы; 9 — жгутики*

рии и сине-зеленые водоросли. Каковы же отличительные признаки прокариотических клеток по сравнению с эукариотическими?

Клетки прокариот, как правило, значительно меньше, чем у эукариот — их размеры редко превышают 10 мкм, а бывают клетки размером даже 0,3 × 0,2 мкм. Правда, есть и исключения — описана огромная бактериальная клетка размером 100 × 10 мкм.

Строение и обмен веществ прокариот. Прокариоты, как следует из их названия, не имеют оформленного ядра. Единственная кольцевая молекула ДНК, находящаяся в клетках прокариот и условно называемая бактериальной хромосомой, находится в центре клетки, однако эта молекула ДНК не имеет оболочки и располагается непосредственно в цитоплазме (рис. 36).

Снаружи клетки прокариот, так же как и эукариотические клетки, покрыты плазматической мембраной. Строение мембран у двух этих групп организмов одинаковое. Клеточная мембрана прокариот образует многочисленные впячивания внутрь клетки — ***мезосомы***. На них располагаются ферменты, обеспечивающие реакции обмена веществ в прокариотической клетке. Поверх плазматической мембраны клетки прокариот покрыты оболочкой, состоящей из углеводов, напоминающей клеточную стенку растительных клеток. Однако эта стенка образована не клетчаткой, как у растений, а другими полисахаридами — пектином и муреином.

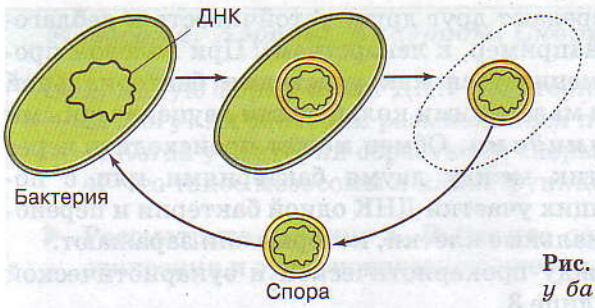


Рис. 37. *Схема образования спор у бактерий*

В цитоплазме прокариотических клеток нет мембранных органоидов: митохондрий, пластидов, ЭПС, комплекса Гольджи, лизосом. Их функции выполняют складки и впячивания наружной мембраны — мезосомы. В цитоплазме прокариот беспорядочно располагаются мелкие рибосомы. Цитоскелета в прокариотических клетках тоже нет, но иногда встречаются жгутики.

Большинство эукариот являются ***аэробами***, т. е. используют в энергетическом обмене кислород воздуха. Напротив, многие прокариоты являются ***анаэробами***, и кислород для них вреден. Некоторые бактерии, называемые азотфиксирующими, способны усваивать азот воздуха, чего эукариоты делать не могут.

Те виды прокариот, которые получают энергию благодаря фотосинтезу, содержат особую разновидность хлорофилла, который может располагаться на мезосомах.

Образование спор. В неблагоприятных условиях (холод, жара, засуха и т. д.) многие бактерии способны образовывать споры. При спорообразовании вокруг бактериальной хромосомы образуется особая плотная оболочка, а остальное содержимое клетки отмирает (рис. 37). Спора может десятилетиями находиться в неактивном состоянии, а в благоприятных условиях из нее снова прорастает активная бактерия. Недавно немецкие исследователи сообщили, что им удалось «оживить» споры бактерий, которые образовались 180 млн лет назад при высыхании древних морей!

Размножение прокариот. Чаще всего прокариоты размножаются бесполым путем: ДНК удваивается, и далее клетка делится в поперечной плоскости пополам. В благоприятных условиях бактерии способны делиться каждые 20 минут; при этом потомство от одной клетки через трое суток теоретически имело бы массу 7500 тонн! К счастью, таких условий в принципе быть не может.

Половое размножение у прокариот наблюдается гораздо реже, чем бесполое, однако оно очень важно, так как при обмене генетической

информацией бактерии передают друг другу устойчивость к неблагоприятным воздействиям (например, к лекарствам). При половом процессе бактерии могут обмениваться как участками бактериальной хромосомы, так и особыми маленькими кольцевыми двуцепочечными молекулами ДНК — ***плазмидами***. Обмен может происходить через цитоплазматический мостик между двумя бактериями или с помощью вирусов, усваивающих участки ДНК одной бактерии и переносящих их в другие бактериальные клетки, которые они заражают.

Основные различия между прокариотической и эукариотической клетками приведены в таблице 3.

Таблица 3

Сравнение клеток прокариот и эукариот

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Ядро	Нет. ДНК находится в цитоплазме	Есть. Имеет оболочку из двух мембран. Содержит ядрышки
Генетический материал	Кольцевая молекула ДНК, условно называемая «бактериальной хромосомой»	Линейные молекулы ДНК, организованные в хромосомы
Клеточная стенка	Есть. Обычно образована пектином и муреином	У животных — нет, у растений образована целлюлозой, у грибов — хитином
Мезосомы	Есть	Нет
Мембранные органоиды	Обычно нет	Есть
Рибосомы	Есть. Мелкие	Есть
Цитоскелет	Нет	Есть
Способ поглощения веществ клеткой	Транспорт через клеточную стенку	Фагоцитоз и пиноцитоз
Пищеварительные вакуоли	Нет	Есть
Митоз и мейоз	Нет	Есть
Гаметы	Нет	Есть
Жгутики	Есть, но отличаются по строению	Есть
Размеры	Диаметр в среднем 0,3—5,0 мкм	Диаметр до 40 мкм и более

Мезосома. Аэробы. Анаэробы. Споры. Плазмиды.

1. Какую форму имеет ДНК у бактерий?
2. Могут ли бактерии размножаться половым путем?
3. Когда у бактерий образуются споры и какова их функция?
4. Что такое мезосомы и какие функции они выполняют?

Рассмотрите таблицу 3. Выделите основные отличия прокариотических и эукариотических клеток.

По-видимому, прокариоты были первыми живыми существами на Земле, и возникли они миллиарды лет тому назад. Однако, несмотря на свои кажущиеся простоту и примитивность, прокариоты прекрасно приспосабливаются к изменениям в окружающей среде, заселив все оболочки Земли. Жизнеспособные споры бактерий были обнаружены во льдах Антарктиды на глубине 30 м, в атмосфере на высоте 41 км. Бактерии обитают в воде, охлаждающей ядерные реакторы, а один из «рекордсменов» выдерживает дозу облучения 6,5 млн рентген, что в 10 000 раз больше дозы, смертельной для человека.

Некоторые бактерии могут активно двигаться, вращаясь вокруг своей оси с огромной скоростью. При этом они преодолевают за секунду расстояние в 100 мкм, тогда как длина их не превышает 2 мкм. Если бы человек мог так двигаться, он развивал бы скорость до 350 км/ч!

§ 19 Сходство и различия в строении клеток растений, животных и грибов

1. Какие царства живых существ вы знаете?
2. Какое питание называется автотрофным?
3. Какое питание называется гетеротрофным?
4. Приведите примеры сапрофитов, паразитов, симбионтов.

Сходство в строении клеток эукариот. Сейчас нельзя с полной уверенностью сказать, когда и как возникла на Земле жизнь. Мы также точно не знаем, как питались первые живые существа на Земле: автотрофно или гетеротрофно. Но в настоящее время на нашей планете мирно сосуществуют представители нескольких царств живых существ. Несмотря на большое различие в строении и образе жизни, очевидно, что между ними сходств больше, чем различий, и все они, вероятно, имеют общих предков, живших в далекой архейской эре. О наличии общих «дедушек» и «бабушек» свидетельствует целый ряд общих признаков у клеток эукариот: простейших, растений, грибов и животных. К этим признакам можно отнести:

— общий план строения клетки: наличие клеточной мембраны, цитоплазмы, ядра, органоидов;

— принципиальное сходство процессов обмена веществ и энергии в клетке;

— кодирование наследственной информации при помощи нуклеиновых кислот;

— единство химического состава клеток;

— сходные процессы деления клеток.

Различия в строении клеток растений и животных. В процессе эволюции, в связи с неодинаковыми условиями существования клеток представителей различных царств живых существ, возникло множество отличий. Сравним строение и жизнедеятельность клеток растений и животных (табл. 4).

Таблица 4

Сравнение клеток растений и животных

Признаки	Клетки растений	Клетки животных
Способ питания	Автотрофы	Гетеротрофы
Клеточная стенка	Есть. Клетка не меняет своей формы	Нет. Клетка может менять свою форму
Пластиды	Хлоропласты, хромопласты, лейкопласты	Нет
Вакуоли	Немногочисленные крупные полости, заполненные клеточным соком. Содержат запас питательных веществ. Обеспечивают тургорное давление	Многочисленные мелкие пищеварительные, у некоторых — сократительные. Строение не такое, как у вакуолей растений
Синтез АТФ	В пластидах и митохондриях	В митохондриях
Запасной углевод	Крахмал	Гликоген
Способ хранения питательных веществ	Чаще располагаются в клеточном соке вакуоли	Расположены в цитоплазме в виде клеточных включений
Центриоли	Нет	Есть
Деление	Образуется перегородка между дочерними клетками	Образуется перетяжка между дочерними клетками

Главное отличие между клетками этих двух царств заключается в способе их питания. Клетки растений, содержащие хлоропласты, являются автотрофами, т. е. сами синтезируют необходимые для жизнедеятельности органические вещества за счет энергии света в процессе фотосинтеза. Клетки животных — гетеротрофы, т. е. источником углерода для синтеза собственных органических веществ для них являются органические вещества, поступающие с пищей. Эти же пищевые вещества, например углеводы, служат для животных источником энергии. Есть и исключения, такие как зеленые жгутиконосцы, которые на свету способны к фотосинтезу, а в темноте питаются готовыми органическими веществами. Для обеспечения фотосинтеза в клетках растений содержатся пластиды, несущие хлорофилл и другие пигменты.

Так как растительная клетка имеет клеточную стенку, защищающую ее содержимое и обеспечивающую постоянную ее форму, то при делении между дочерними клетками образуется перегородка, а животная клетка, не имеющая такой стенки, делится с образованием перетяжки.

Особенности клеток грибов. Еще совсем недавно грибы относили к растениям, однако сейчас эта весьма своеобразная и большая по числу видов группа живых существ выделена в отдельное царство. Грибы, так же как и животные, — гетеротрофы, питаются готовыми органическими соединениями. Они могут быть ***сапротрофами***, т. е. питаться органикой мертвых существ, ***паразитами***, т. е. питаться живой органикой, или ***симбионтами*** высших растений, находясь с ними во взаимовыгодной связи. Пластид и хлорофилла клетки грибов не содержат. Среди грибов существуют и «хищники», образующие в почве клейкие петли, в которых запутываются мелкие круглые черви. После этого клетки грибницы проникают в пойманного червя, разрастаются в нем и высасывают его содержимое. У клеток грибов, как и у растений, есть клеточная стенка поверх плазматической мембраны. Часто в состав клеточной стенки у грибов входит хитин — вещество, образующее наружные покровы у членистоногих. Запасным питательным веществом в клетках грибов является углевод гликоген, как у животных, а не крахмал, как у растений. Тело гриба образовано нитевидными структурами в один ряд клеток — ***гифами***. У некоторых грибов перегородки между клетками утрачиваются, и возникает грибница, состоящая из одной гигантской многоядерной клетки. Грибы не способны к активному движению, зато они могут расти неограниченно — это признаки, которые объединяют грибы с растениями. Спосо-

бы размножения грибов многообразны. Они могут размножаться бесполым путем (частями грибницы, спорами), а также половым путем.

Таким образом, выделение грибов в самостоятельное царство, насчитывающее более 100 тыс. видов, абсолютно оправдано. Свое происхождение грибы ведут или от древнейших нитчатых водорослей, утерявших хлорофилл, т. е. от растений, или от каких-то неведомых нам древнейших гетеротрофов, т. е. животных.

Сапротрофы. Паразиты. Симбионты. Гифы.

? 1. Чем растительная клетка отличается от животной?
2. Каковы различия в делении растительных и животных клеток?
3. Почему грибы выделены в самостоятельное царство?
4. Что общего и какие различия в строении и жизнедеятельности можно выделить, сравнивая грибы с растениями и животными?
5. На основании каких признаков можно предположить, что все эукариоты имели общих предков?

§ 20 Неклеточные формы жизни. Вирусы и бактериофаги

1. Чем вирусы отличаются от других живых организмов?
2. Какие болезни могут вызывать вирусы?

Открытие вирусов. Как уже говорилось, универсальной единицей жизни на Земле является клетка. Однако на рубеже XIX и XX вв. было обнаружено, что существует целый ряд болезней растений, животных и бактерий, возбудители которых явно имеют неклеточную природу: они слишком малы и проходят через мельчайшие фильтры, которые задерживают даже самые маленькие клетки. Так были открыты вирусы.

Строение вирусов. Вирусные частицы представляют собой мельчайшие (20—300 нм) симметричные структуры, построенные из повторяющихся элементов. Каждый вирус является частицей нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), заключенной в белковую оболочку, которую называют ***капсидом*** (рис. 38). Вирусы не способны к самостоятельной жизнедеятельности: они могут проявлять свойства живого существа, только проникнув в клетку и используя для своих нужд

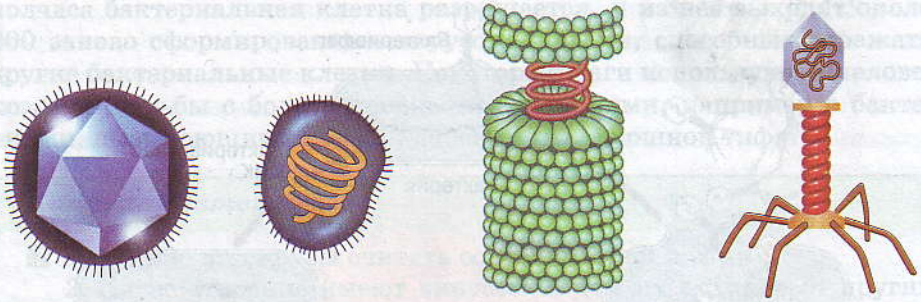


Рис. 38. *Различные представители вирусных частиц*

ее структуры и энергию. Таким образом, вирусы являются внутриклеточными паразитами. Некоторые вирусы, например вирус гриппа или герпеса, покидая клетку-хозяина, захватывают участок клеточной мембраны и образуют из нее дополнительную оболочку поверх своего капсида.

Размножение вирусов. Обычно вирус связывается с поверхностью клетки-хозяина и проникает внутрь. При этом каждый вирус ищет именно «своего» хозяина, т. е. клетки строго определенного вида. Так, вирус — возбудитель гепатита, называемого иначе желтухой, проникает и размножается только в клетках печени, а вирус эпидемического паротита, в просторечии свинки, — только в клетках околоушных слюнных желез человека. Проникнув внутрь клетки-хозяина, вирусная ДНК или РНК взаимодействует с хозяйским генетическим аппаратом таким образом, что клетка, сама того не желая, начинает синтезировать специфические белки, закодированные в вирусной нуклеиновой кислоте. Последняя тоже реплицируется, и в цитоплазме клетки начинается сборка новых вирусных частиц. Пораженная вирусами клетка может буквально «лопнуть», и из нее выйдет большое число вирусных частиц, но иногда вирусы выделяются из клетки постепенно, по одному, и зараженная клетка живет долго.

При заражении вирусом иммунодефицита человека (ВИЧ) РНК вируса самовоспроизводится вместе с РНК клетки. При этом человек какое-то время остается здоровым. Но затем вирус активируется, и развивается смертельное заболевание — СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита). Вирусы являются возбудителями большого количества заболеваний человека: оспы, кори, гриппа, краснухи, бешенства, энцефалита и др. Известен также целый ряд заболеваний растений, вызываемых вирусами, например мозаичная болезнь таба-

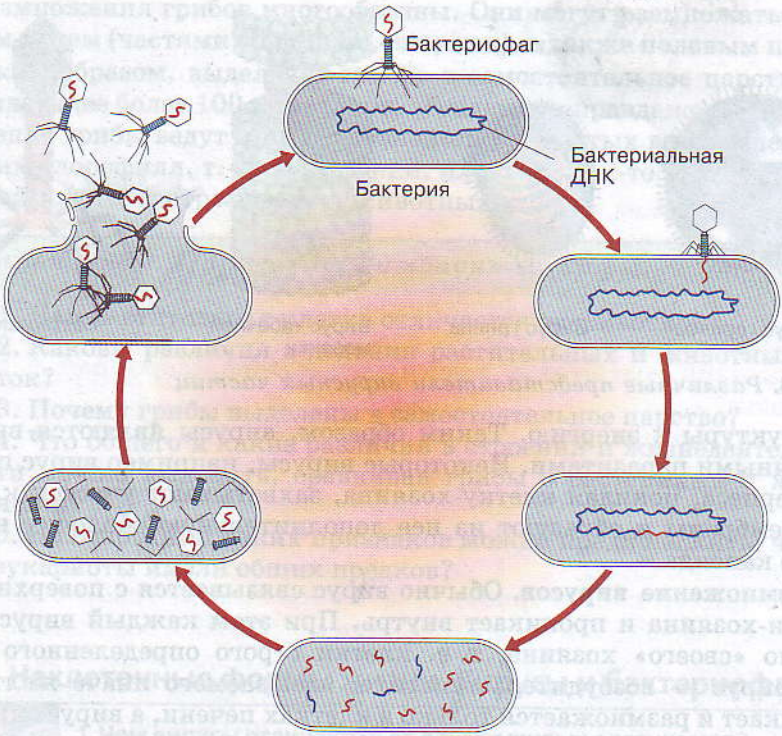


Рис. 39. *Схема размножения вирусов*

ка, томатов, огурцов или скручивание листьев картофеля. Всего описано около 500 видов вирусов, поражающих клетки позвоночных животных, и около 300 вирусов растений. Некоторые вирусы участвуют в злокачественном перерождении клеток и тем самым провоцируют онкологические заболевания.

Бактериофаги. Особой группой вирусов являются ***бактериофаги***, или просто фаги, которые заражают бактериальные клетки (рис. 39). Фаг укрепляется на поверхности бактерии при помощи специальных «ножек» и вводит в ее цитоплазму полый стержень, через который, как через иглу шприца, проталкивает внутрь клетки свою ДНК или РНК. Таким образом, генетический материал фага попадает внутрь бактериальной клетки, а капсид остается снаружи. В цитоплазме начинается репликация генетического материала фага, синтез его белков, построение капсида и сборка новых фагов. Уже через 10 мин после заражения в бактерии формируются новые фаги, а через

полчаса бактериальная клетка разрушается, и из нее выходят около 200 заново сформированных вирусов — фагов, способных заражать другие бактериальные клетки. Некоторые фаги используются человеком для борьбы с болезнетворными бактериями, например с бактериями, вызывающими холеру, дизентерию, брюшной тиф.

Капсид. Бактериофаг.

? 1. Можно ли вирусы считать особой формой жизни?
2. Какое строение имеют вирусы? В чем их отличие от других живых организмов?
3. Как вирусы размножаются?
4. Какие вирусы называют бактериофагами?
5. Какие предположения можно сделать о происхождении вирусов?

Иногда при воспроизведении генома вируса в него попадает и часть генома хозяина (это связано с особым механизмом репликации вирусной ДНК или РНК). Тогда при заражении других клеток модифицированные вирусы принесут в них и гены предыдущей клетки-хозяина. Таким образом, некоторые вирусы способны переносить гены от одних клеток к другим. Этим объясняется частое использование вирусов в генной инженерии.

Происхождение вирусов до сих пор остается загадкой. Но тот факт, что все они являются внутриклеточными паразитами и вне клетки не обладают свойствами живых существ, позволяет предположить, что их далекие предки были паразитическими прокариотами, а затем, в силу образа жизни, утратили все свои системы, кроме генетического аппарата.

Название *вирус* (от лат. virus — т. е. яд) было предложено голландским ботаником Мартином Бейеринком в 1895 г., изучавшим болезни растений, вызываемые вирусами.

§ 21 Обмен веществ и энергии в клетке

1. Как называются две составные части обмена веществ?
2. Что такое метаболизм?
3. Что такое биологический катализатор?
4. Что такое ферменты? Какую функцию они выполняют?

Гомеостаз. В любой живой клетке постоянно происходят сложнейшие химические и физические реакции, необходимые для того, чтобы обеспечить постоянство условий внутренней среды как в самой клет-

ке, так и в многоклеточном организме, находящемся под воздействием постоянно меняющихся внешних факторов. Постоянство внутренней среды биологических систем получило название ***гомеостаза***. Если гомеостаз нарушается, это ведет к тому, что клетки и организм в целом повреждаются или даже могут погибнуть. Все реакции, протекающие в клетке, направлены на поддержание гомеостаза. А для этого необходимы вещества и энергия. Таким образом, клетка осуществляет сложные и многообразные реакции синтеза необходимых веществ и, наоборот, распада ненужных, а также — реакции превращения энергии. Получаемые извне белки, жиры, углеводы, витамины и микроэлементы используются клетками для синтеза необходимых им веществ и построения клеточных структур. Для этих процессов необходимо затрачивать энергию. Вся совокупность реакций биосинтеза веществ и их последующей сборки в более крупные структуры называется *ассимиляцией*, или *анаболизмом*. Еще одно название этого набора реакций — ***пластический обмен***. Особенно интенсивно процессы ассимиляции происходят в растущих клетках развивающегося организма. Важнейшим примером такого рода процессов может служить биосинтез белка.

Как же клетка получает энергию для обеспечения ассимиляции? В клетках постоянно распадаются органические вещества, либо полученные извне с пищей, либо запасенные «на черный день». При распаде этих молекул выделяется энергия, часть которой теряется, рассеиваясь с теплом, а часть — запасается в виде молекул АТФ. В случае необходимости энергия АТФ используется для энергетических затрат клетки, в частности для обеспечения процессов ассимиляции. Совокупность реакций распада веществ, сопровождающихся выделением и запасанием энергии, называется *диссимиляцией*, или *катаболизмом*. Еще одно название этих реакций — ***энергетический обмен***.

Метаболизм. Ассимиляция и диссимиляция — противоположные процессы: в первом случае происходит образование веществ, на что тратится энергия, а во втором — распад веществ с выделением и запасанием энергии. Эти процессы невозможны друг без друга, так как если не синтезировать и не запасать органические вещества, то и распадаться будет нечему. А если прекратятся реакции распада, то не будет синтезироваться АТФ, что приведет к невозможности синтеза веществ из-за нехватки энергии. Таким образом, реакции ассимиляции и диссимиляции — это две стороны единого процесса обмена веществ и энергии в клетке, который называется ***метаболизм***. Ассимиля-

ция и диссимиляция всегда строго сбалансированы и скоординированы, а нарушение этого баланса всегда приводит к развитию какого-либо заболевания как отдельных клеток, так и целого организма или даже их гибели.

Реакции метаболизма в живой клетке протекают при умеренных температурах, нормальном давлении и малых колебаниях кислотности. Вне живых организмов при таких условиях все химические реакции ассимиляции и диссимиляции или вообще не могли бы протекать, или протекали бы медленно. Однако в живых организмах эти реакции проходят очень быстро. Это обусловливается участием в них ***ферментов***.

Так как активность ферментов очень высока, то для обеспечения нормальной скорости метаболических процессов требуется очень малое количество молекул ферментов. Но поскольку ферменты действуют избирательно, клетке необходимо очень много видов ферментов. Например, фермент амилаза катализирует распад в ротовой полости крахмала: без этого фермента реакция не идет. Фермент уреаза катализирует расщепление мочевины до аммиака и угольной кислоты, но не действует на другие родственные мочевине соединения.

Гомеостаз. Пластический обмен. Энергетический обмен. Метаболизм. Фермент.

? 1. Что называют гомеостазом?
2. Как связаны между собой пластический и энергетический обмен?
3. Какое значение имеют ферменты в метаболизме?
4. Какова химическая природа ферментов? В чем состоят специфические особенности их функционирования?

Форма и химическое строение активного центра фермента должны быть таковы, чтобы с ним могло связаться только определенное соединение, которое называется *субстратом* данного фермента. Например, активный центр фермента лизоцима, содержащегося в слюне, слезах, слизистых верхних дыхательных путей, имеет вид щели, которая по форме и размеру точно соответствует фрагменту муреина — полисахарида оболочки бактерий. Таким образом, лизоцим играет роль одного из защитных барьеров нашего организма, разрушая муреиновую клеточную стенку бактерий и убивая их.

Ферменты очень широко применяют в различных отраслях промышленности. Например, амилазу, полученную из плесневых грибов, используют при изготовлении пива.

Для удаления шерсти и размягчения шкур в кожевенном производстве применяют ферменты, выделенные из бактерий, растений и грибов. Ферментативные препараты позволяют значительно ускорить и удешевить производство хлебобулочных изделий.

§ 22 Энергетический обмен в клетке

1. Какова химическая природа АТФ?
2. Какие химические связи называются макроэргическими?
3. В каких клетках АТФ больше всего?

Диссимиляция. Универсальным источником энергии во всех клетках служит АТФ (аденозинтрифосфат). Это вещество синтезируется в результате реакции ***фосфорилирования***, т. е. присоединения одного остатка фосфорной кислоты к молекуле АДФ (аденозиндифосфата):

$$АДФ + H_3PO_4 + 40\ кДж = АТФ + H_2O.$$

На эту реакцию затрачивается энергия, и теперь эта энергия находится в форме энергии химических связей АТФ. Вы уже знаете, что при распаде АТФ до АДФ клетка за счет макроэргической связи в молекуле АТФ получит приблизительно 40 кДж энергии.

Откуда же берется энергия для синтеза АТФ из АДФ? Она выделяется в процессе диссимиляции, т. е. в реакциях расщепления органических веществ в клетке. В зависимости от специфики организма и условий его обитания диссимиляция может проходить в два или три этапа.

Этапы энергетического обмена. Большинство живых существ, обитающих на Земле, относятся к *аэробам*, т. е. используют в процессах обмена веществ кислород из окружающей среды. У аэробов энергетический обмен происходит в три этапа: *подготовительный*, *бескислородный* и *кислородный*. В результате этого органические вещества распадаются до простейших неорганических соединений. У организмов, обитающих в бескислородной среде и не нуждающихся в кислороде, — *анаэробов*, а также у аэробов при недостатке кислорода ассимиляция происходит в два этапа: *подготовительный* и *бескислородный*. В двухэтапном варианте энергетического обмена энергии запасается гораздо меньше, чем в трехэтапном.

Рассмотрим подробнее три этапа энергетического обмена (рис. 40). Первый этап называется ***подготовительным*** и заключается в рас-

паде крупных органических молекул до более простых: полисахаридов — до моносахаридов, липидов — до глицерина и жирных кислот, белков — до аминокислот. Внутри клетки распад органических веществ происходит в лизосомах под действием целого ряда ферментов. В ходе этих реакций энергии выделяется мало, при этом она не запасается в виде АТФ, а рассеивается в виде тепла. Образующиеся в ходе подготовительного этапа соединения (моносахариды, жирные кислоты, аминокислоты и др.) могут использоваться клеткой в реакциях пластического обмена, а также для дальнейшего расщепления с целью получения энергии.

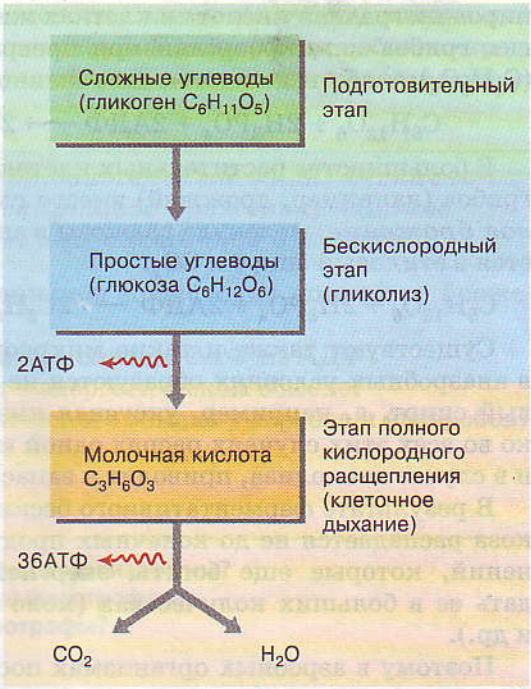


Рис. 40. *Схема процессов энергетического обмена*

Второй этап энергетического обмена, называемый ***бескислородным***, заключается в ферментативном расщеплении органических веществ, которые были получены в ходе подготовительного этапа. Кислород в реакциях этого этапа не участвует.

Так как наиболее доступным источником энергии в клетке является продукт распада полисахаридов — глюкоза, то второй этап мы рассмотрим на примере именно ее бескислородного расщепления — гликолиза.

Гликолиз — это многоступенчатый процесс бескислородного расщепления молекулы глюкозы, содержащей 6 атомов углерода ($C_6H_{12}O_6$), до двух молекул трехуглеродной пировиноградной кислоты, или ПВК ($C_3H_4O_3$). Реакции гликолиза катализируются многими ферментами, и протекают они в цитоплазме клеток. В ходе гликолиза при расщеплении 1 М глюкозы выделяется 200 кДж энергии, но 60% ее рассеивается в виде тепла. Оставшихся 40% энергии оказывается достаточно для синтеза из двух молекул АДФ двух молекул АТФ. Получившаяся

пировиноградная кислота в клетках животных, а также клетках многих грибов и микроорганизмов превращается в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$):

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \longrightarrow 2C_3H_6O_3 + 2АТФ + 2H_2O.$$

В большинстве растительных клеток, а также в клетках некоторых грибов (например, дрожжей) вместо гликолиза происходит ***спиртовое брожение***: молекула глюкозы в анаэробных условиях превращается в этиловый спирт и CO_2:

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \longrightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + 2АТФ + 2H_2O.$$

Существуют также и такие микроорганизмы, в клетках которых в анаэробных условиях образуются не молочная кислота и не этиловый спирт, а, например, уксусная кислота или ацетон и т. д. Однако во всех этих случаях распад одной молекулы глюкозы, так же как и в случае гликолиза, приводит к запасанию двух молекул АТФ.

В результате ферментативного бескислородного расщепления глюкоза распадается не до конечных продуктов (CO_2 и H_2O), а до соединений, которые еще богаты энергией и, окисляясь далее, могут дать ее в больших количествах (молочная кислота, этиловый спирт и др.).

Поэтому в аэробных организмах после гликолиза (или спиртового брожения) следует завершающий этап энергетического обмена — ***полное кислородное расщепление***, или ***клеточное дыхание***. В процессе этого третьего этапа органические вещества, образовавшиеся в ходе второго этапа при бескислородном расщеплении и содержащие большие запасы химической энергии, окисляются до конечных продуктов CO_2 и H_2O. Этот процесс, так же как и гликолиз, является многостадийным, но происходит не в цитоплазме, а в митохондриях. В результате клеточного дыхания при распаде двух молекул молочной кислоты синтезируются 36 молекул АТФ:

$$2C_3H_6O_3 + 6O_2 + 36АДФ + 36H_3PO_4 \longrightarrow 6CO_2 + 42H_2O + 36АТФ.$$

Кроме того, нужно помнить, что две молекулы АТФ запасаются в ходе бескислородного расщепления каждой молекулы глюкозы.

Таким образом, суммарно энергетический обмен клетки в случае распада глюкозы можно представить следующим образом:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 38АДФ + 38H_3PO_4 \longrightarrow 6CO_2 + 44H_2O + 38АТФ.$$

Для энергетического обмена, т. е. для получения энергии в виде АТФ, большинство организмов использует углеводы, но для этих целей может быть использовано окисление и липидов, и белков. Однако

мономеры белков, т. е. аминокислоты, слишком нужны клетке для синтеза собственных белковых структур. Поэтому белки обычно представляют собой «неприкосновенный запас» клетки и редко расходуются для получения энергии.

Фосфорилирование. Подготовительный этап. Бескислородный этап (гликолиз, спиртовое брожение). Полное кислородное расщепление, или клеточное дыхание.

1. В клетках каких организмов происходит спиртовое брожение?
2. Откуда берется энергия для синтеза АТФ из АДФ?
3. Какие этапы выделяют в энергетическом обмене?
4. В чем отличия энергетического обмена у аэробов и анаэробов?

§ 23 Питание клетки

1. Какие способы питания вам известны?
2. Приведите примеры фототрофов.
3. Как питаются гетеротрофы?

Способы питания. Организмы, обитающие на Земле, представляют собой *открытые системы*, т. е. они непрерывно обмениваются энергией и веществом с окружающей средой. Энергия необходима каждой клетке, чтобы осуществлять многочисленные реакции превращения веществ и синтеза тех продуктов, которые клетка использует для своего пластического обмена: построения органоидов, деления, накопления питательных веществ и т. п. Иными словами, энергия необходима клетке для процессов ассимиляции. Однако для «клеточного строительства» необходима не только энергия, но и «стройматериалы». Поэтому значительная часть веществ, получаемых клеткой извне, используется не для получения энергии, а для построения и восстановления клеточных структур.

Питанием называют совокупность процессов, включающих поступление в организм, переваривание, всасывание и усвоение им пищевых веществ. В процессе питания организмы получают химические соединения, используемые ими для всех процессов жизнедеятельности. По способу получения органических веществ, т. е. по способу питания, все живые организмы делятся на автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы могут сами синтезировать необходимые им органические вещества, получая из окружающей среды углерод в виде CO_2, воду и минеральные соли. Одним автотрофам источником энергии для реакций биосинтеза служит солнечный свет; такие организмы называются *фототрофами*, или *фотосинтетиками*. Другие автотрофы используют для синтеза органических веществ энергию, высвобождающуюся в ходе химических превращений неорганических соединений. Их называют *хемотрофами*, или *хемосинтетиками*. К фототрофным относятся клетки зеленых растений, содержащие хлорофилл и бактерии, способные к фотосинтезу (например, цианобактерии), а к хемотрофным — некоторые другие бактерии.

Гетеротрофы не могут сами синтезировать весь набор необходимых им для жизнедеятельности органических веществ. Поэтому они поглощают нужные им соединения из окружающей среды. Затем они строят из полученных органических веществ собственные белки, липиды, углеводы. К гетеротрофам относятся животные, грибы и многие бактерии. Кроме того, клетки растений, неспособные к фотосинтезу (например, клетки корня), также питаются гетеротрофно, поскольку получают органические вещества из других органов зеленого растения.

Существуют также организмы, способные использовать оба способа питания. Это, например, эвглена зеленая, которую ботаники относят к одноклеточным зеленым водорослям, а зоологи — к жгутиковым простейшим. И те и другие правы, поскольку на свету этот организм — фототроф, а в темноте — гетеротроф. Некоторые растения, например венерина мухоловка или росянка, способны пополнять нехватку азота ловлей и перевариванием насекомых, другие растения частично перешли к паразитическому образу жизни и, помимо фотосинтеза, могут получать органические вещества из организма хозяина при помощи особых видоизменений корней (омела, петров крест, повилика).

Полученные авто- или гетеротрофным путем органические вещества не могут непосредственно обеспечивать энергией процессы, происходящие в клетке. За счет энергии химических связей этих веществ сначала обязательно синтезируется универсальный для всех живых существ источник энергии — АТФ.

Питание. Автотрофы. Гетеротрофы.

? 1. Какие организмы являются гетеротрофами?
2. Какие организмы на Земле практически не зависят от энергии солнечного света?

Сейчас трудно сказать, какие организмы возникли на Земле первыми — автотрофы или гетеротрофы. Существует даже гипотеза, предполагающая возникновение симбионтного организма, похожего на современные лишайники: одни его клетки были автотрофами, а другие — гетеротрофами, и сосуществовали они в едином очень простом организме, помогая друг другу. В современных условиях первичной энергией для всех живых существ на Земле (кроме некоторых хемосинтетиков) является энергия солнца. Гетеротрофы находятся в прямой зависимости от органических веществ, производимых зелеными растениями в процессе фотосинтеза. Питаясь растительной пищей, животные получают непосредственно те белки, липиды и углеводы, которые синтезированы за счет солнечного света. Мясо домашних животных также строится из молекул, полученных ими с растительной пищей. Поэтому, питаясь мясными продуктами, люди все равно поглощают молекулы, полученные с использованием энергии того же солнечного света.

§ 24 Автотрофное питание. Фотосинтез

1. **Какие виды автотрофного питания вы знаете?**
2. **Как называются органоиды клетки, в которых происходит фотосинтез?**
3. **Что такое ароморфоз?**

Фотосинтез. Солнце было и остается неисчерпаемым источником энергии для нашей планеты. Важнейшим ароморфозом архейской эры стало возникновение фотосинтеза — процесса, с помощью которого часть живых существ «научилась» использовать энергию солнечного света для синтеза необходимых им веществ.

Фотосинтезирующими органоидами зеленых растений служат хлоропласты. Структурной и функциональной единицей хлоропластов являются *тилакоиды* — плоские мембранные мешочки, уложенные в стопки (*граны*). На мембранах тилакоидов расположены особые комплексы, в которые входят молекулы хлорофилла, а также переносчиков электронов — *цитохромов*. Хлорофилл обладает особой химической структурой, которая позволяет ему улавливать кванты света. Существует несколько видов молекул хлорофилла, различающихся по длине волны улавливаемых квантов. Основными «ловцами» световых частиц являются хлорофиллы a_I (с длиной волны улавливаемых квантов 700 нм) и a_{II} (680 нм). Другие пигменты выполняют вспомогательную роль.

Фотосинтез происходит в две фазы — *световую* и *темновую*. Во время световой фазы накапливается энергия, необходимая для синтеза органических веществ, происходящего в темновой фазе.

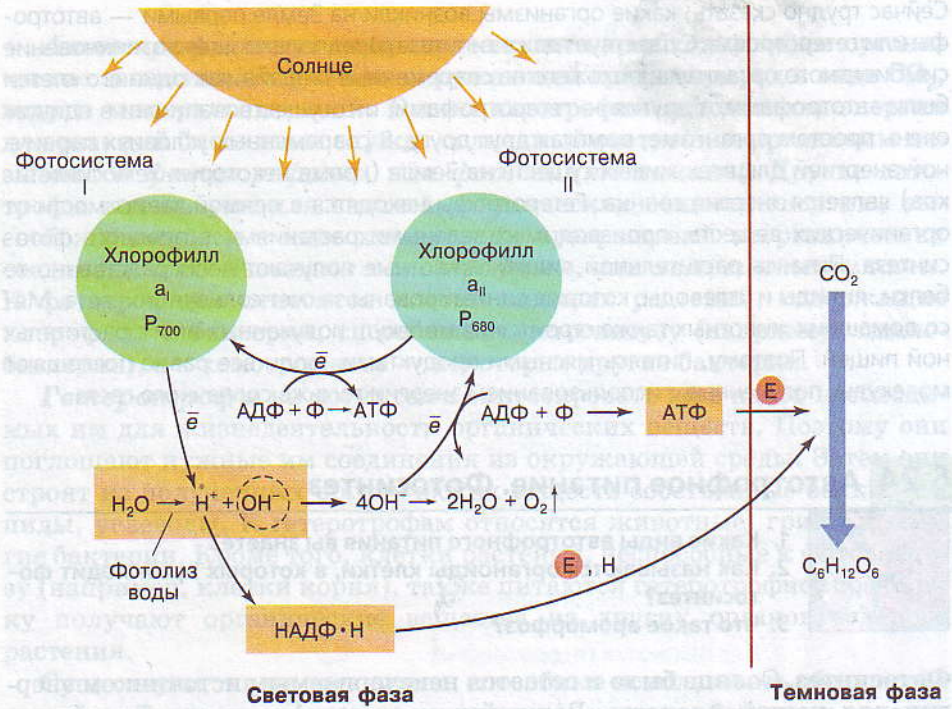


Рис. 41. *Схема фотосинтеза у растений*

Световая фаза. Процесс световой фазы фотосинтеза растений включает в себя нециклическое фосфорилирование и фотолиз воды (рис. 41). Реакции происходят на мембранах хлоропластов.

Фотосистема I. Молекулы хлорофилла a_I поглощают свет с длиной волны 700 нм. Электроны, получившие избыток энергии, участвуют в реакции диссоциации воды ($H_2O = H^+ + OH^-$). Электроны и ионы водорода реагируют с НАДФ$^+$ (никотинамидадениндинуклеотидфосфата):

$$НАДФ^+ + 2\bar{e} + 2H^+ = НАДФ \cdot H + H^+.$$

Полученное в данной реакции вещество НАДФ · Н играет роль восстановителя в реакциях темновой фазы.

Процесс распада воды до H^+ и OH^-, протекающий при участии электронов, имеющих избыток энергии за счет фотореакций, получил название *фотолиза воды*.

Фотосистема II. Молекулы хлорофилла a_{II} поглощают свет с длиной волны 680 нм. Электроны с избыточной энергией по системе цитохромов переносятся на молекулы хлорофилла a_I и занимают пустующие орбита-

ли, которые раньше занимали электроны, связавшиеся с ионами водорода в ходе фотолиза воды. (При прохождении электронов по цепочке цитохромов часть их энергии используется для синтеза АТФ.) В результате возникает нехватка электронов в молекулах хлорофилла a_{II}. Эта нехватка восполняется электронами гидроксид-анионов (OH^-), которые образовались в ходе того же фотолиза воды. Отдавая электроны молекулам хлорофилла a_{II}, эти ионы превращаются в гидроксид-радикалы:

$$OH^- - \bar{e} = OH^{\cdot}$$

Гидроксид-радикал — это чрезвычайно неустойчивое химическое соединение, поэтому, только образовавшись, оно самопроизвольно превращается в воду и свободный кислород, выделяемый растением во внешнюю среду:

$$4OH^{\cdot} = 2H_2O + O_2.$$

Таким образом, *кислород*, которым дышит подавляющее большинство живых организмов на Земле, представляет собой *побочный продукт фотосинтеза, образующийся вследствие фотолиза воды.*

В реакциях световой фазы фотосинтеза накапливается энергия (НАДФ·Н и АТФ), которая тратится в процессах темновой фазы. Синтез АТФ из АДФ за счет энергии света — очень эффективный процесс: за одно и то же время в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях.

Темновая фаза. Если световая фаза может протекать только при освещении растения, то реакции темновой фазы протекают независимо от света. Эти реакции осуществляются в строме хлоропластов, куда из тилакоидов поступают богатые энергией вещества: НАДФ·Н и АТФ. Источник углерода — CO_2 — растение получает из воздуха через устьица. В реакциях темновой фазы CO_2 восстанавливается до глюкозы, причем этот процесс протекает с затратами энергии, запасенной в молекулах АТФ и НАДФ·Н. Превращение углекислого газа в глюкозу в ходе темновой фазы фотосинтеза получило название *цикла Кальвина*, по имени его открывателя.

Суммарные уравнения и частные реакции фотосинтеза представлены в таблице 5.

Продуктивность фотосинтеза весьма высока: за один час на 1 $м^2$ площади листа синтезируется до 1 г сахаров; при этом часть энергии выделяется в виде тепла.

В результате фотосинтеза растения накапливают органические вещества и обеспечивают постоянство уровня CO_2 и O_2 в атмосфере. В верхних слоях воздушной оболочки (на высоте 15—20 км) Земли из кислорода образуется озон, имеющий химическую формулу O_3. Озо-

новый слой защищает все живые организмы от опасных для жизни ультрафиолетовых лучей.

Таблица 5

Суммарные уравнения и частные реакции фотосинтеза

Общая реакция фотосинтеза	$12H_2O + 6CO_2 \xrightarrow{\text{энергия света}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$
Фотолиз воды	$12H_2O \xrightarrow{\text{энергия света}} 6O_2 + 24H^+ + 24\bar{e}$
Образование восстановителя	$12НАДФ^+ + 24H^+ + 24\bar{e} \xrightarrow{\text{энергия света}} 12НАДФ \cdot H_2$
Фото-фосфорилирование	$18АДФ + 18Ⓟ \xrightarrow{\text{энергия света}} 18АТФ$
Все световые реакции вместе	$12H_2O + 12НАДФ^+ + 18АДФ + 18Ⓟ \xrightarrow{\text{энергия света}} 6O_2\uparrow + 12НАДФ \cdot H_2 + 18АТФ$
Все темновые реакции	$6O_2 + 12НАДФ \cdot H_2 + 18АТФ \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 12НАДФ^+ + 18АДФ + 18Ⓟ + 6H_2O$

Первичная атмосфера Земли в момент возникновения жизни состояла, по-видимому, из азота, аммиака, метана, водорода и паров воды, но почти не содержала кислорода. Когда в океане появились первые фотосинтезирующие прокариоты, а затем и эукариотические водоросли, атмосфера стала постепенно насыщаться кислородом. Когда содержание кислорода в атмосфере достигло 1% от нынешнего (так называемая точка Пастера), у организмов, живших в то время, появилась возможность использовать его в процессах окисления органических соединений для получения энергии. Таким образом возникло клеточное дыхание (см. § 90, 91), которое дало живым существам во много раз больше энергии, чем бескислородные процессы. Произошла так называемая «великая кислородная революция». Кислорода стало достаточно для того, чтобы мог возникнуть озоновый слой, защитивший от смертоносного действия ультрафиолета поверхности водоемов и суши. Организмы, освоив новые, выгодные энергетические процессы, стали заселять поверхностные слои водоемов, тогда как до этого им приходилось существовать на больших глубинах, чтобы не подвергаться воздействию ультрафиолетовых лучей. Теперь у фототрофов фотосинтез стал проходить более интенсивно, так как чем меньше

слой воды, тем лучше он освещается солнцем. Виды живых существ, перешедшие к клеточному дыханию, резко усилили все процессы жизнедеятельности. Это, по всей видимости, способствовало ускорению прогрессивной эволюции. Многократно возросло количество видов, обитающих в воде. Через какое-то время первые живые существа вышли на сушу, надежно защищенные от ультрафиолета озоновым слоем атмосферы.

По расчетам ученых, точка Пастера была пройдена 600—700 млн лет назад, т. е. к началу кембрийского периода палеозойской эры, а освоение суши началось приблизительно 420 млн лет назад, в конце ордовикского периода той же эры.

Из сказанного видно, что жизнь во всем своем современном многообразии смогла сформироваться только благодаря процессу фотосинтеза, приведшему к образованию кислородной атмосферы и накоплению огромной массы органических соединений, ставших основой питания для гетеротрофных организмов.

Световая и темновая фазы фотосинтеза. Фотосистема I. Фотосистема II.

1. Что представляла собой «великая кислородная революция»?
2. Какое соединение является источником углерода для сахаров, синтезированных в процессе фотосинтеза?
3. Какие процессы происходят в световую фазу фотосинтеза? На каких структурах хлоропластов они протекают?
4. Какие процессы происходят в темновую фазу фотосинтеза? Где в хлоропластах они осуществляются?

В процессе фотосинтеза одно, даже крупное растение производит совсем не так уж много углеводов. Однако если подсчитать, сколько энергии солнечного света улавливают и «запасают» все зеленые растения на Земле за год, то окажется, что для получения такого же количества энергии было бы необходимо 200 000 гидроэлектростанций. И составила бы эта энергия два квадрильона киловатт-часов.

Скорее всего, на ранних этапах развития жизни на Земле фотосинтез был гораздо менее сложным процессом, чем в настоящее время у зеленых растений. До сих пор у некоторых фотосинтезирующих бактерий наблюдается «упрощенный вариант» световой фазы фотосинтеза — циклическое фосфорилирование. При этом квант света взаимодействует с ионом магния, входящим в активный центр бактериального хлорофилла, и один из электронов приобретает энергию этого кванта, сходит со своей орбитали и тут же захватывается системой цитохромов. По цепочке этих переносчиков электрон возвращается «на свое место» в молекуле хло-

рофилла, а избыток энергии используется для синтеза АТФ из АДФ, т. е. в реакции фосфорилирования. Циклическое фосфорилирование является, по-видимому, древнейшим вариантом фотосинтеза.

Для циклического фосфорилирования достаточно наличия в клетках бактерий так называемой фотосистемы I, в то время как у зеленых растений процесс фотосинтеза гораздо сложнее и в нем задействована, помимо фотосистемы I, также и фотосистема II.

В XIX в. Юлиус Майер сказал: «Свет — это вечно натянутая пружина, приводящая в действие механизмы земной жизни».

§ 25 Автотрофное питание. Хемосинтез

1. **Каких видов организмов на Земле больше — хемосинтетиков или фотосинтетиков?**
2. **К какому царству организмов относятся хемосинтетики?**

Хемосинтез — это способ автотрофного питания, при котором источником энергии для синтеза органических веществ служат реакции окисления неорганических соединений. Подобный вариант получения энергии используется только бактериями. Явление хемосинтеза было открыто в 1887 г. русским ученым *С. Н. Виноградовым*. Выделяют несколько групп хемотрофных организмов. ***Железобактерии*** окисляют двухвалентное железо до трехвалентного, ***серобактерии*** — сероводород до молекулярной серы или до солей серной кислоты. Очень важной группой хемосинтетиков являются ***нитрифицирующие бактерии***, окисляющие аммиак, образующийся в процессе гниения органических веществ, до азотистой и азотной кислот, которые, взаимодействуя с почвенными минералами, образуют нитриты и нитраты.

Необходимо отметить, что выделяющаяся в реакциях окисления неорганических соединений энергия не может быть непосредственно использована бактериями в процессах ассимиляции. Сначала эта энергия переводится в энергию макроэргических связей АТФ и только затем тратится на синтез органических соединений.

Хемосинтезирующие организмы (например, серобактерии) могут жить в океанах на огромной глубине, в тех местах, где из разломов земной коры в воду выходит сероводород. Конечно же кванты света не могут проникнуть в воду на глубину около 10 км. Таким образом, хемосинтетики — единственные организмы на Земле, не зависящие от энергии солнечного света.

С другой стороны, аммиак, который используется нитрифицирующими бактериями, выделяется в почву при гниении остатков растений или животных. В этом случае жизнедеятельность хемосинтетиков косвенно зависит от солнечного света, так как аммиак образуется при распаде органических соединений, полученных за счет энергии Солнца.

Роль хемосинтетиков для всех живых существ очень велика, так как они являются непременным звеном природного круговорота важнейших элементов: серы, азота, железа и др. Хемосинтетики важны также в качестве природных усвоителей таких ядовитых веществ, как аммиак и сероводород. Огромное значение имеют нитрифицирующие бактерии, которые обогащают почву нитритами и нитратами, в форме которых растениями усваивается азот. Некоторые хемосинтетики (в частности, серобактерии) используются для очистки сточных вод.

Хемосинтез. Железобактерии. Серобактерии. Нитрифицирующие бактерии.

1. Какие бактерии-хемосинтетики особенно важны для сельского хозяйства?
2. Где чаще обитают бактерии-хемосинтетики?

Особая группа хемосинтезирующих бактерий способна, питаясь компонентами нефти, выделять сероводород, снижая качество нефти.

Существуют такие виды серобактерий, которые образовали огромное количество сероводорода, растворенного в воде придонных слоев Черного моря. Если количество H_2S в Черном море будет возрастать, то все живое в нем погибнет.

Обнаружены группы бактерий, способных питаться за счет веществ, содержащихся в асфальте, кирпичах, мраморе. Такие бактерии могут приносить ощутимый вред дорогам и постройкам.

§ 26 Генетический код. Транскрипция. Синтез белков в клетке

1. Какие функции выполняют в клетке белки?
2. Из чего состоят белки?

Генетическая информация. Важнейшим процессом ассимиляции в клетке является синтез белков. Так как белки выполняют в организме целый ряд функций, то необходимо синтезировать тысячи различ-

ных белков, тем более что большинство белков имеют ограниченный срок функционирования и синтез таких белков (компонентов мембран, гормонов, ферментов) не прекращается ни на минуту. Так, например, за сутки в организме человека распадается около 400 г различных белков, следовательно, такую же массу нужно синтезировать снова.

Каждый вид живых существ имеет свой собственный, строго определенный набор белков. Белки являются основой уникальности каждого вида, хотя некоторые белки, выполняющие одну и ту же функцию в разных организмах, могут быть похожими и даже одинаковыми.

С другой стороны, все особи одного вида хоть немного, но отличаются друг от друга. На Земле нет, например, двух абсолютно одинаковых людей или амеб. Индивидуальную неповторимость каждой особи определяют различия в структуре белков.

Свойства белков определяются прежде всего их *первичной структурой*, т. е. последовательностью аминокислот в молекуле белка. Наследственная информация о первичной структуре белка заключена в последовательности нуклеотидов в молекулах двуцепочечной ДНК. Следовательно, информация о строении и жизнедеятельности как каждой клетки, так и всего многоклеточного организма в целом заключена в нуклеотидной последовательности ДНК. Эта информация получила название *генетической информации*, а участок ДНК, в котором содержится информация о первичной структуре одного белка, называется *геном*.

Генетический код. Каждой аминокислоте белка соответствует последовательность из трех расположенных друг за другом нуклеотидов ДНК — ***триплет***, или ***кодон***. К настоящему времени составлена *карта генетического кода*, т. е. известно, какие триплеты в ДНК соответствуют той или иной из 20 аминокислот, входящих в состав белков (табл. 6). Как известно, в состав ДНК могут входить четыре азотистых основания: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). Число сочетаний из 4 по 3 составляет $4^3 = 64$, т. е. ДНК может кодировать 64 аминокислоты. Однако всего кодируется только 20 аминокислот. Оказалось, что многим аминокислотам соответствует не один, а несколько кодонов. Предполагается, что такое свойство генетического кода — *вырожденность* — повышает надежность хранения и передачи генетической информации при делении клеток. Например, аминокислоте аланину соответствуют 4 кодона — ЦГА, ЦГГ, ЦГТ и ЦГЦ. Получается, что случайная ошибка в третьем нуклеотиде кодона не сможет привести к изменениям в структуре белка — все равно это будет кодон аланина.

Таблица 6

Генетический код

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У(А)	Ц(Г)	А(Т)	Г(Ц)	
У(А)	Фен	Сер	Тир	Цис	У(А)
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц(Г)
	Лей	Сер	—	—	А(Т)
	Лей	Сер	—	Три	Г(Ц)
Ц(Г)	Лей	Про	Гис	Арг	У(А)
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц(Г)
	Лей	Про	Глн	Арг	А(Т)
	Лей	Про	Глн	Арг	Г(Ц)
А(Т)	Иле	Тре	Асн	Сер	У(А)
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц(Г)
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А(Т)
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г(Ц)
Г(Ц)	Вал	Ала	Асп	Гли	У(А)
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц(Г)
	Вал	Ала	Глу	Гли	А(Т)
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г(Ц)

Примечание: первый нуклеотид триплета берут из левого вертикального ряда, второй — из горизонтального ряда, третий — из правого вертикального.

Так как в молекуле ДНК содержатся сотни генов, то в ее состав обязательно входят триплеты, являющиеся «знаками препинания» и обозначающие начало или конец того или иного гена.

Очень важное свойство генетического кода — *специфичность*, т. е. один триплет всегда кодирует только одну аминокислоту. Генетический код *универсален* для всех живых организмов от бактерии до человека.

Транскрипция. Носителем генетической информации является ДНК, расположенная в клеточном ядре. Сам же синтез белка происходит в цитоплазме на рибосомах. Из ядра в цитоплазму информация о структуре белка поступает в виде *информационной РНК* (иРНК). Для того чтобы синтезировать иРНК, участок двуцепочечной ДНК раскручивается, а затем на одной из цепочек ДНК по принципу комп-

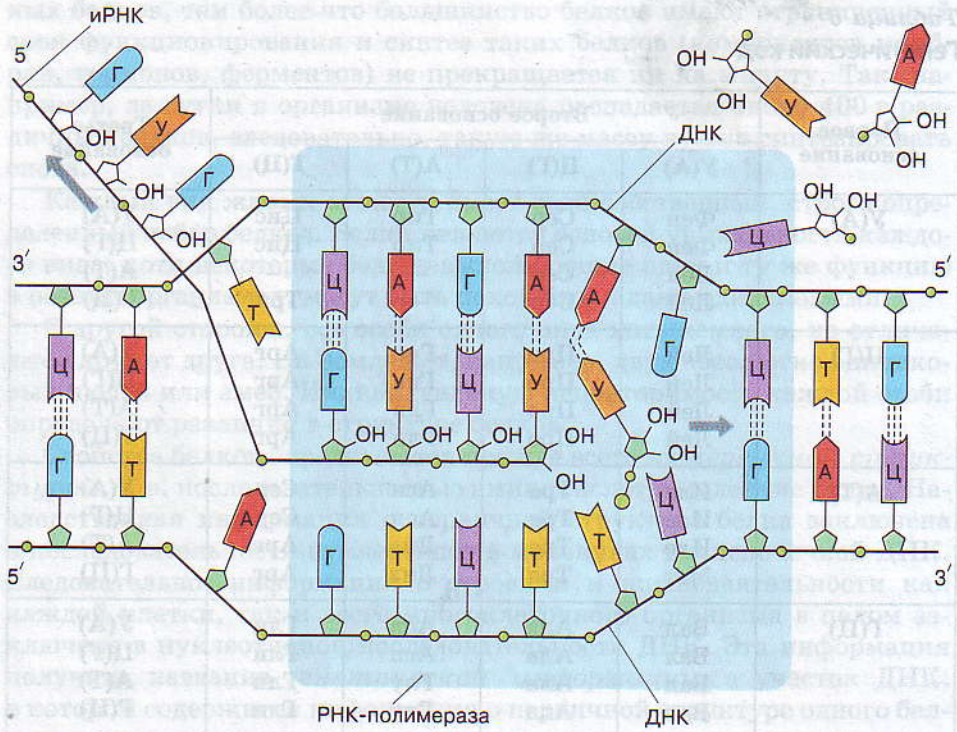


Рис. 42. *Схема процесса транскрипции*

лементарности синтезируется молекула иРНК (рис. 42). Это происходит следующим образом: против, например, Г молекулы ДНК становится Ц молекулы РНК, против А молекулы ДНК — У молекулы РНК (вспомните, что вместо тимина РНК несет урацил, или У), против Т молекулы ДНК — А молекулы РНК и против Ц молекулы ДНК — Г молекулы РНК. Таким образом, формируется цепочка иРНК, представляющая собой точную копию второй (нематричной) цепочки ДНК (только вместо тимина включен урацил). Так информация о последовательности аминокислот в белке переводится с «языка ДНК» на «язык РНК». Этот процесс получил название ***транскрипции***.

Для транскрипции, т. е. для синтеза иРНК, необходим особый фермент — *РНК-полимераза*. Так как в одной молекуле ДНК может находиться множество генов, очень важно, чтобы РНК-полимераза начала синтез иРНК со строго определенного места ДНК, иначе в структуре иРНК будет записана информация о белке, которого нет

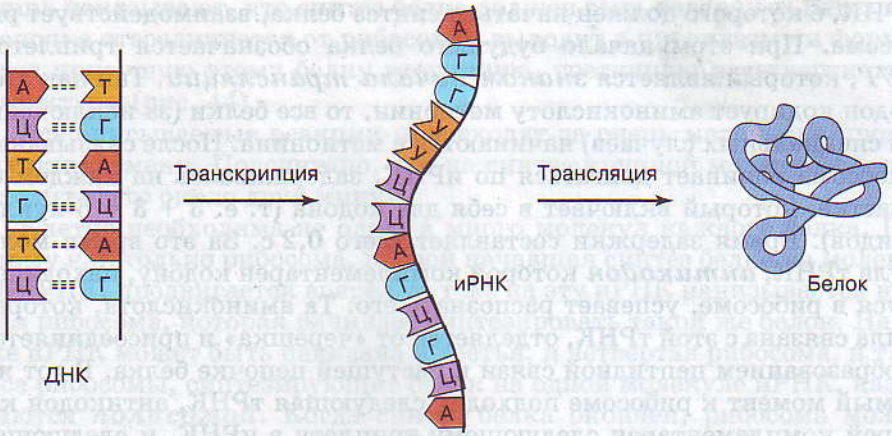


Рис. 43. *Взаимосвязь между процессами транскрипции и трансляции*

в природе и который конечно же клетке не нужен. Поэтому в начале каждого гена находится особая специфическая последовательность нуклеотидов, называемая ***промотором***. РНК-полимераза «узнает» промотор, взаимодействует с ним и, таким образом, начинает синтез цепочки иРНК с нужного места. Фермент продолжает синтезировать иРНК, присоединяя к ней новые нуклеотиды, до тех пор, пока не дойдет до очередного «знака препинания» в молекуле ДНК — ***терминатора***. Это последовательность нуклеотидов, указывающая на то, что синтез иРНК нужно прекратить.

У прокариот синтезированные молекулы иРНК сразу же могут взаимодействовать с рибосомами и участвовать в синтезе белков. У эукариот иРНК синтезируется в ядре, поэтому сначала она взаимодействует со специальными ядерными белками и переносится через ядерную мембрану в цитоплазму.

В цитоплазме обязательно должен иметься полный набор аминокислот, необходимых для синтеза белков. Эти аминокислоты образуются в результате расщепления белков, получаемых организмом с пищей, а некоторые могут синтезироваться в самом организме.

Необходимо помнить, что любая аминокислота может попасть в рибосому, только прикрепившись к специальной *транспортной РНК* (тРНК).

Трансляция. В цитоплазме происходит процесс синтеза белка, который по-другому называют ***трансляцией***. Трансляция — это перевод последовательности нуклеотидов молекулы иРНК в последовательность аминокислот молекулы белка (рис. 43). С тем концом

иРНК, с которого должен начаться синтез белка, взаимодействует рибосома. При этом начало будущего белка обозначается триплетом *АУГ*, который является *знаком начала трансляции*. Так как этот кодон кодирует аминокислоту метионин, то все белки (за исключением специальных случаев) начинаются с метионина. После связывания рибосома начинает двигаться по иРНК, задерживаясь на каждом ее участке, который включает в себя два кодона (т. е. 3 + 3 = 6 нуклеотидов). Время задержки составляет всего 0,2 с. За это время молекула тРНК, ***антикодон*** которой комплементарен кодону, находящемуся в рибосоме, успевает распознать его. Та аминокислота, которая была связана с этой тРНК, отделяется от «черешка» и присоединяется с образованием пептидной связи к растущей цепочке белка. В тот же самый момент к рибосоме подходит следующая тРНК, антикодон которой комплементарен следующему триплету в иРНК, и следующая аминокислота, принесенная этой тРНК, включается в растущую цепочку. После этого рибосома сдвигается по иРНК, задерживается на следующих нуклеотидах, и все повторяется сначала. Наконец, рибосома доходит до одного из так называемых ***стоп-кодонов*** (*УАА*, *УАГ* или *УГА*). Эти кодоны не кодируют аминокислот, они только

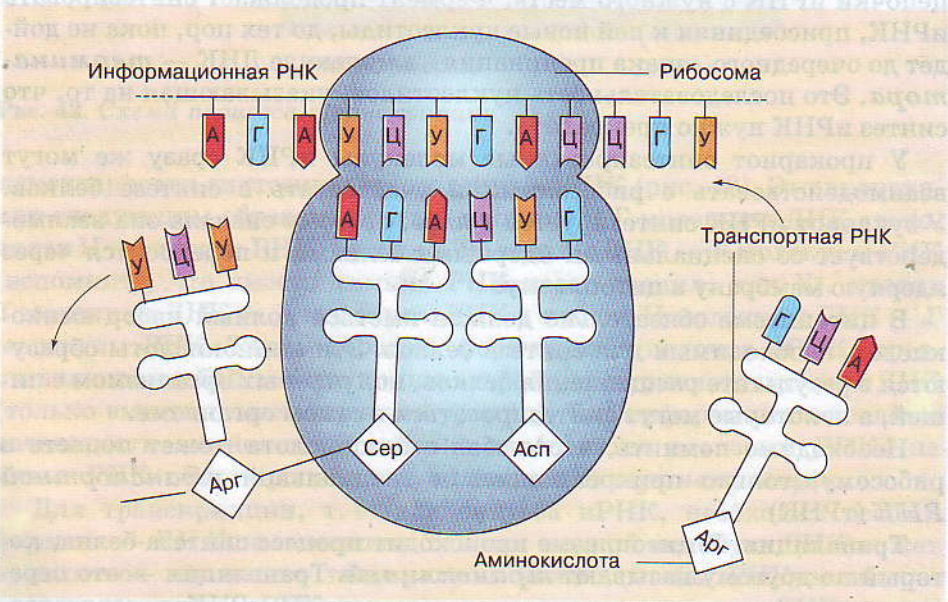


Рис. 44. *Схема процесса трансляции*

лишь показывают, что синтез белка должен быть завершен. Белковая цепочка отсоединяется от рибосомы, выходит в цитоплазму и формирует присущую этому белку вторичную, третичную и четвертичную структуры (рис. 44).

Все описываемые реакции происходят за очень маленькие промежутки времени. Подсчитано, что на синтез крупной молекулы белка уходит всего около двух минут.

Клетке необходима не одна, а много молекул каждого белка. Поэтому как только рибосома, первой начавшая синтез белка на молекуле иРНК, продвигается вперед, тут же на эту иРНК нанизывается вторая рибосома, которая начинает синтезировать такой же белок. На ту же иРНК может быть нанизана и третья, и четвертая рибосома, и т. д. Все рибосомы, синтезирующие белок на одной молекуле иРНК, называются ***полисомой***. Когда синтез белка окончен, рибосома может связаться с другой молекулой иРНК и начать синтезировать новый белок, закодированный в этой молекуле иРНК. Таким образом, последовательность аминокислот в первичной структуре белка не зависит от рибосом, а определяется только последовательностью нуклеотидов иРНК.

Таким образом, трансляция — это перевод последовательности нуклеотидов молекулы иРНК в последовательность аминокислот молекулы белка.

Генетический код. Кодон. Антикодон. Транскрипция. Промотор. Терминатор. Трансляция. Стоп-кодон. Полисома.

1. Что такое ген?
2. Какой процесс называется транскрипцией?
3. Где и как происходит биосинтез белка?
4. Что такое стоп-кодон?
5. Сколько видов тРНК участвует в синтезе белков в клетке?
6. Из чего состоит полисома?
7. Требуют ли процессы синтеза белка затрат энергии? Или, наоборот, в процессах синтеза белка происходит выделение энергии?

То, что ДНК и РНК содержатся как в клетках животных, так и в клетках растений, выяснилось только к концу 30-х годов XX в. До того полагали, что ДНК содержится только в клетках животных, а РНК — в клетках растений. То, что РНК содержится во всех клетках, причем не столько в ядре, сколько в цитоплазме, было показано только в 40-е годы XX в.

§ 27 Регуляция транскрипции и трансляции в клетке и организме

1. Почему в отдельной клетке многоклеточного организма используется только часть генов?
2. Из скольких видов аминокислот состоят белки?
3. У каких организмов генотип включает одну молекулу ДНК?
4. Что такое генетический код?
5. Чем определяется специфичность каждого организма?

Оперон и репрессор. Известно, что набор хромосом, т. е. набор молекул ДНК, одинаков во всех клетках одного организма. Следовательно, каждая клетка тела способна синтезировать любое количество каждого белка, свойственного данному организму. К счастью, этого никогда не происходит, так как клетки той или иной ткани должны иметь определенный набор белков, необходимый для выполнения их функции в многоклеточном организме, и ни в коем случае не синтезировать «посторонних» белков, которые свойственны клеткам других тканей. Так, например, в клетках корня необходимо синтезировать растительные гормоны, а в клетках листа — ферменты для обеспечения фотосинтеза. Почему же в одной клетке не синтезируются сразу все белки, информация о которых имеется в ее хромосомах?

Такие механизмы лучше изучены в клетках прокариот. Несмотря на то что прокариоты — одноклеточные организмы, их транскрипция и трансляция также регулируются, так как в один момент времени клетка может нуждаться в каком-либо белке, а в другой момент тот же самый белок может стать для нее вреден.

Генетической единицей механизма регуляции синтеза белков следует считать ***оперон***, в состав которого входят один или несколько ***структурных генов***, т. е. генов, несущих информацию о структуре иРНК, которая, в свою очередь, несет информацию о структуре белка. Перед этими генами, в начале оперона, расположен ***промотор*** — «посадочная площадка» для фермента РНК-полимеразы. Между промотором и структурными генами в опероне располагается участок ДНК, называемый ***оператором*** (рис. 45, А). Если с оператором связан особый белок — ***репрессор***, то РНК-полимераза не может начать синтез иРНК.

Механизм регуляции синтеза белка у прокариот. Приведем конкретный пример такой регуляции. Предположим, что в бактериальную клетку проникло пищевое вещество *X*, которое должно быть разрушено на более мелкие части ферментом Ф, который закодирован в структурном гене оперона, но не синтезируется, так как оператор этого оперона заблокирован репрессором. В этом случае одна из молекул веще-

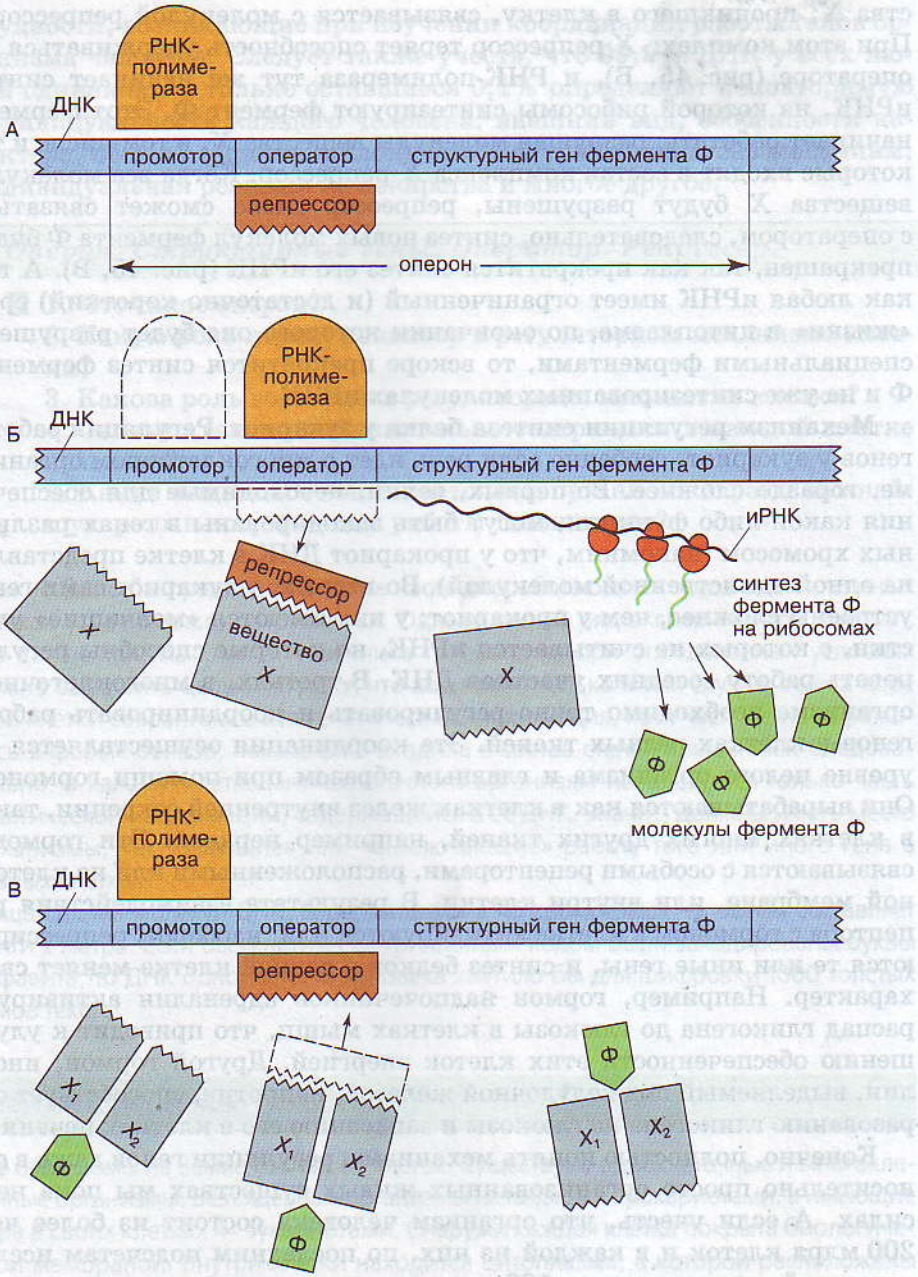


Рис. 45. *Структура оперона и процесс его работы*

ства *X*, проникшего в клетку, связывается с молекулой репрессора. При этом комплекс *X*-репрессор теряет способность удерживаться на операторе (рис. 45, Б), и РНК-полимераза тут же начинает синтез иРНК, на которой рибосомы синтезируют фермент Ф. Этот фермент начинает работать, разрушая молекулы вещества *X*, в том числе и те, которые входят в состав комплекса *X*-репрессор. Когда все молекулы вещества *X* будут разрушены, репрессор снова сможет связаться с оператором, следовательно, синтез новых молекул фермента Ф будет прекращен, так как прекратится синтез его иРНК (рис. 45, В). А так как любая иРНК имеет ограниченный (и достаточно короткий) срок «жизни» в цитоплазме, по окончании которого она будет разрушена специальными ферментами, то вскоре прекратится синтез фермента Ф и на уже синтезированных молекулах иРНК.

Механизм регуляции синтеза белка у эукариот. Регуляция работы генов у эукариот, особенно если речь идет о многоклеточном организме, гораздо сложнее. Во-первых, белки, необходимые для обеспечения какой-либо функции, могут быть закодированы в генах различных хромосом (напомним, что у прокариот ДНК в клетке представлена одной-единственной молекулой). Во-вторых, у эукариот сами гены устроены сложнее, чем у прокариот; у них имеются «молчащие» участки, с которых не считывается иРНК, но которые способны регулировать работу соседних участков ДНК. В-третьих, в многоклеточном организме необходимо точно регулировать и координировать работу генов в клетках разных тканей. Эта координация осуществляется на уровне целого организма и главным образом при помощи гормонов. Они вырабатываются как в клетках желез внутренней секреции, так и в клетках многих других тканей, например нервной. Эти гормоны связываются с особыми рецепторами, расположенными или на клеточной мембране, или внутри клетки. В результате взаимодействия рецептора с гормоном в клетке активируются или, наоборот, репрессируются те или иные гены, и синтез белков в данной клетке меняет свой характер. Например, гормон надпочечников адреналин активирует распад гликогена до глюкозы в клетках мышц, что приводит к улучшению обеспеченности этих клеток энергией. Другой гормон, инсулин, выделяемый поджелудочной железой, напротив, способствует образованию гликогена из глюкозы и запасанию его в клетках печени.

Конечно, полностью понять механизмы регуляции генов даже в относительно просто организованных живых существах мы пока не в силах. А если учесть, что организм человека состоит из более чем 200 млрд клеток и в каждой из них, по последним подсчетам исследователей, содержится до 120 тыс. генов, то становятся очевидными

трудности, возникающие при изучении координации работы генов организма человека. Следует также учесть, что 99,9% ДНК у всех людей одинаковы и только оставшиеся 0,1% определяют неповторимую индивидуальность каждого человека: внешний вид, особенности характера, обмена веществ, склонность к тем или иным заболеваниям, индивидуальная реакция на лекарства и многое другое.

Оперон. Структурные гены. Оператор. Репрессор.

1. Что такое оперон?
2. Какую роль играет рецептор в регуляторном механизме клетки?
3. Какова роль гормонов в регуляторном механизме клетки?
4. Сколько генов приблизительно содержится в каждой клетке человека?
5. Какие вещества в многоклеточном организме играют важнейшую роль в координации работы тысяч генов?

Можно было бы предположить, что часть «неработающих» генов в тех или иных клетках утрачивается, разрушается. Однако целый ряд экспериментов доказал, что это не так. Из клетки кишечника головастика при определенных условиях можно вырастить целую лягушку, что возможно только в том случае, если в ядре этой клетки сохранилась вся генетическая информация, хотя часть ее не выражалась в форме белков, пока клетка входила в состав стенки кишечника. Следовательно, в каждой клетке многоклеточного организма используется только часть генетической информации, содержащейся в ее ДНК. Значит, должны иметь место механизмы, «включающие» или «выключающие» работу того или иного гена в разных клетках.

Общая длина молекул ДНК, содержащихся в 46 хромосомах человека, составляет почти 2 метра. Если бы генетически триплетным кодом были закодированы буквы алфавита, то ДНК одной клетки человека хватило бы для шифровки 1000 толстых томов текста!

Краткое содержание главы

Все организмы на Земле состоят из клеток. Существуют одноклеточные и многоклеточные организмы. Безъядерные организмы называются прокариотами, а имеющие ядра в своих клетках — эукариотами. Снаружи каждая клетка покрыта биологической мембраной. Внутри клетки находится цитоплазма, в которой расположены ядро (у эукариот) и другие органоиды. Ядро заполнено кариоплазмой, в которой

располагаются хроматин и ядрышки. Хроматин — это ДНК, связанная с белками, из него во время деления клетки образуются хромосомы. Хромосомный набор клетки называется кариотипом. В цитоплазме клеток эукариот расположен цитоскелет — сложная система, выполняющая опорную, двигательную и транспортную функции. Важнейшие органоиды клетки: ядро, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, рибосомы, митохондрии, лизосомы, пластиды. Некоторые клетки имеют органоиды движения: жгутики, реснички. Между клетками прокариот и эукариот имеются значительные различия в строении.

Вирусы представляют собой неклеточную форму жизни.

Для нормальной жизнедеятельности клетки и всего многоклеточного организма необходимо постоянство внутренней среды, получившее название гомеостаза.

Гомеостаз поддерживается реакциями обмена веществ, которые подразделяются на ассимиляцию (анаболизм) и диссимиляцию (катаболизм). Все реакции обмена веществ происходят при участии биологических катализаторов — ферментов. Каждый фермент специфичен, т. е. участвует в регуляции строго определенных процессов жизнедеятельности. Поэтому в каждой клетке «работает» множество ферментов.

Все энергетические затраты любой клетки обеспечиваются за счет универсального энергетического вещества — АТФ. АТФ образуется за счет энергии, выделяющейся при окислении органических веществ. Этот процесс является многоступенчатым, и наиболее эффективно кислородное расщепление, происходящее в митохондриях.

По способу получения необходимых для жизнедеятельности органических веществ все клетки делятся на автотрофы и гетеротрофы. Автотрофы подразделяются на фотосинтетики и хемосинтетики, и все они способны самостоятельно синтезировать необходимые им органические вещества. Гетеротрофы получают большинство органических соединений извне. Фотосинтез — важнейший процесс, лежащий в основе возникновения и существования подавляющего большинства организмов на Земле. В результате фотосинтеза происходит синтез сложных органических соединений за счет энергии излучения Солнца. За исключением хемосинтетиков, все организмы на Земле прямо или косвенно зависят от фотосинтетиков.

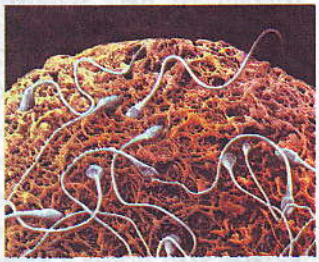
Важнейшим процессом, происходящим во всех клетках (за исключением клеток, утерявших ДНК в процессе развития), является синтез белка. Информация о последовательности аминокислот, составляющих первичную структуру белка, заключена в последовательности триплетных сочетаний нуклеотидов ДНК. Ген — участок ДНК, в котором закодирована информация о структуре одного белка. Транскрипция — процесс синтеза иРНК, кодирующей последовательность аминокислот белка. иРНК выходит из ядра (у эукариот) в цитоплазму, где в рибосомах происходит формирование аминокислотной цепочки белка. Этот процесс называется трансляцией. В каждой клетке — множество генов, однако клетка использует лишь строго определенную часть генетической информации, что обеспечивается наличием в генах особых механизмов, включающих или выключающих синтез того или иного белка в клетке.

Глава 2

Размножение и индивидуальное развитие организмов

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *как размножаются различные виды живых организмов;*
- *какими способами делится клетка;*
- *как формируются гаметы и происходит оплодотворение;*
- *как развивается зародыш.*



Размножение — одно из важнейших свойств живых организмов. К размножению способны все живые существа без исключения. Только размножение, т. е. воспроизведение себе подобных, позволяет сохраняться всем видам бактерий, грибов, растений, животных.

Способы размножения у различных организмов могут сильно отличаться друг от друга, но в основе любого типа размножения лежит деление клетки.

Деление клеток, впрочем, происходит не только при размножении организмов, как это происходит у одноклеточных существ — бактерий и простейших. Развитие многоклеточного организма из одной-единственной клетки включает в себя миллиарды клеточных делений. Кроме того, продолжительность жизни многоклеточного организма превышает время жизни большинства составляющих его клеток. Поэтому почти все клетки многоклеточных существ должны делиться, чтобы заменять гибнущие клетки. Интенсивное деление клеток необходимо при ранениях организма, когда нужно восстановить поврежденные органы и ткани.

§ 28 Жизненный цикл клетки

1. Чем митоз отличается от мейоза?
2. Какие фазы митоза вы знаете?

Жизненный, или клеточный, цикл. Согласно клеточной теории, возникновение новых клеток происходит только путем деления предыдущей, материнской клетки. Естественно, что у подавляющего большинства клеток перед делением происходит удвоение генетического материала, т. е. ДНК. Иначе на каждую из двух новых клеток не хватит нормального для данного вида набора генов. Такие клетки либо вообще будут нежизнеспособны, либо вызовут возникновение тяжелых заболеваний всего организма. Жизнь клетки от момента ее появления в процессе деления материнской клетки и до ее собственного деления, включая это деление, или гибели получила название ***клеточного***, или ***жизненного, цикла***. В течение этого цикла клет-

ка растет, видоизменяется таким образом, чтобы успешно выполнять свои функции в организме (этот процесс называется *дифференцировкой* клетки), затем она выполняет свои функции в течение определенного времени, по истечении которого делится, образуя новые клетки.

Апоптоз. У простейших и бактерий деление клетки — основной способ размножения. Амеба, например, не подвергается естественной смерти, и вместо гибели она просто делится на две новые клетки. Понятно, что клетки многоклеточного организма не могут делиться бесконечно, иначе все существа, и люди в том числе, стали бы бессмертными. Этого не происходит потому, что ДНК клетки содержит особые «гены смерти», которые рано или поздно активируются. Это приводит к синтезу особых белков, которые убивают эту клетку: она сжимается, ее органоиды и мембраны разрушаются, но таким образом, чтобы их части можно было использовать вторично. Такая «запрограммированная» клеточная смерть называется ***апоптозом***. Но от своего «рождения» до апоптоза клетка проходит множество нормальных клеточных циклов. У различных видов организмов клеточный цикл занимает разное время: у бактерий — около 20 мин, у инфузории-туфельки — от 10 до 20 ч. Клетки тканей многоклеточных организмов на ранних стадиях его развития делятся очень часто, а затем клеточные циклы значительно удлиняются. Например, сразу после рождения нейроны животных делятся часто: 80% головного мозга формируется именно тогда. Однако большинство из этих клеток быстро теряет способность к делению, и часть из них доживает не делясь до естественной смерти животного от старости.

Обязательным компонентом каждого клеточного цикла является ***митотический цикл***, который включает в себя подготовку клетки к процессу деления и само деление. Кроме того, в жизненный цикл входят длинные или короткие периоды покоя, когда клетка выполняет свои функции в организме. После каждого из таких периодов клетка должна перейти либо к митотическому циклу, либо к апоптозу.

Интерфаза. Подготовка клетки к делению получила название ***интерфазы***. Она состоит из трех периодов.

Пресинтетический период (G_1) — наиболее продолжительная часть интерфазы. Он может продолжаться у различных видов клеток от 2—3 ч до нескольких суток. Этот период следует сразу же за предшествующим делением, во время него клетка растет, накапливая энергию и вещества для последующего удвоения ДНК.

Синтетический период (S), который обычно длится 6—10 ч, включает в себя удвоение ДНК, белков, необходимых для формирования хромосом, а также увеличение количества РНК. К концу этого периода каждая хромосома уже состоит из двух идентичных ***хроматид***, соединенных друг с другом в области центромеры. В этот же период удваиваются центриоли.

Постсинтетический период (G_2) наступает после удвоения хромосом. Он длится 2—5 ч; за это время накапливается энергия для предстоящего митоза и синтезируются белки микротрубочек, которые впоследствии образуют веретено деления. Теперь клетка может приступать к митозу.

Прежде чем перейти к описанию способов деления клетки, рассмотрим процесс удвоения ДНК, в результате которого в синтетическом периоде образуются сестринские хроматиды.

Удвоение молекулы ДНК называют также ***репликацией*** или ***редупликацией***. Во время репликации часть молекулы «материнской» ДНК расплетается на две нити с помощью специального фермента (рис. 46), причем это достигается разрывом водородных связей между комплементарными азотистыми основаниями: аденином — тимином и гуанином — цитозином. Далее к каждому нуклеотиду разошедшихся нитей ДНК фермент ДНК-полимераза подстраивает комплементарный ему нуклеотид. Таким образом, образуются две двуцепочечные молекулы ДНК, в состав каждой из которых входят одна цепочка «материнской» молекулы и одна новосинтезированная («дочерняя») цепочка. Эти две молекулы ДНК абсолютно идентичны.

«Расплести» для репликации сразу всю длинную молекулу ДНК невозможно. Поэтому репликация начинается сразу в нескольких местах молекулы ДНК; при этом синтезируются несколько коротких фрагментов «дочерней» нити, которые при помощи ферментов сшиваются в единую длинную молекулу.

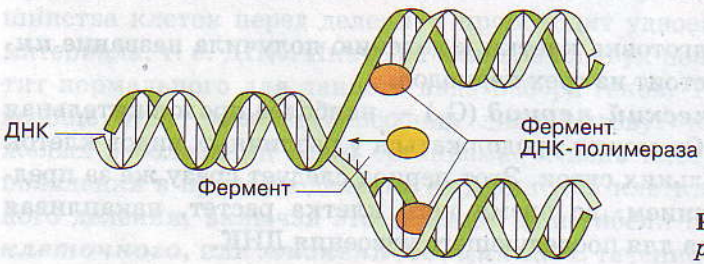


Рис. 46. *Схема редупликации ДНК*

Жизненный цикл клетки. Митотический цикл. Апоптоз. Интерфаза. Пресинтетический период. Синтетический период. Постсинтетический период. Репликация.

1. Что такое апоптоз?
2. Какой цикл называется митотическим?
3. Какие процессы происходят в клетке в интерфазу?
4. В какой период интерфазы происходит репликация ДНК?

Хромосомы были открыты в конце XIX в. ученым-самоучкой Вильгельмом Фридрихом Гофмейстером. Гофмейстер занимался книжной торговлей, но все свободное время проводил у микроскопа, изучая клетки. Он опубликовал такие замечательные работы по цитологии, что в 1863 г. ему предложили стать профессором ботаники Гейдельбергского университета. Гофмейстер обнаружил, что в начале процесса деления ядро клетки распадается на мелкие частички, которые можно окрасить специальными красителями. Он назвал их хромосомами (от греч. chroma — цвет, soma — тело).

§ 29 Митоз. Амитоз

1. **Клетки какой ткани — нервной или эпителиальной — делятся чаще?**
2. **В каких частях растения чаще всего делятся клетки?**

Митоз — это процесс непрямого деления соматических клеток эукариот, в результате которого наследственный материал сначала удваивается, а затем равномерно распределяется между дочерними клетками. Он является основным способом деления клеток эукариот. Продолжительность митоза у животных клеток составляет 30—60 мин, а у растительных — 2—3 ч. Митоз включает в себя два процесса — деление ядра (***кариокинез***) и деление цитоплазмы (***цитокинез***).

Фазы митоза. Митоз подразделяют на четыре последовательные фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 47).

Профаза. В ядре происходит спирализация ДНК; в микроскоп хорошо видны туго скрученные хромосомы. Заметно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, объединенных в области центромеры. Ядрышки исчезают. Пары центриолей расходятся к полюсам клетки. Отходящие от них микротрубочки начинают образовывать ***веретено деления***. Ядерная оболочка разрушается (см. рис. 47).

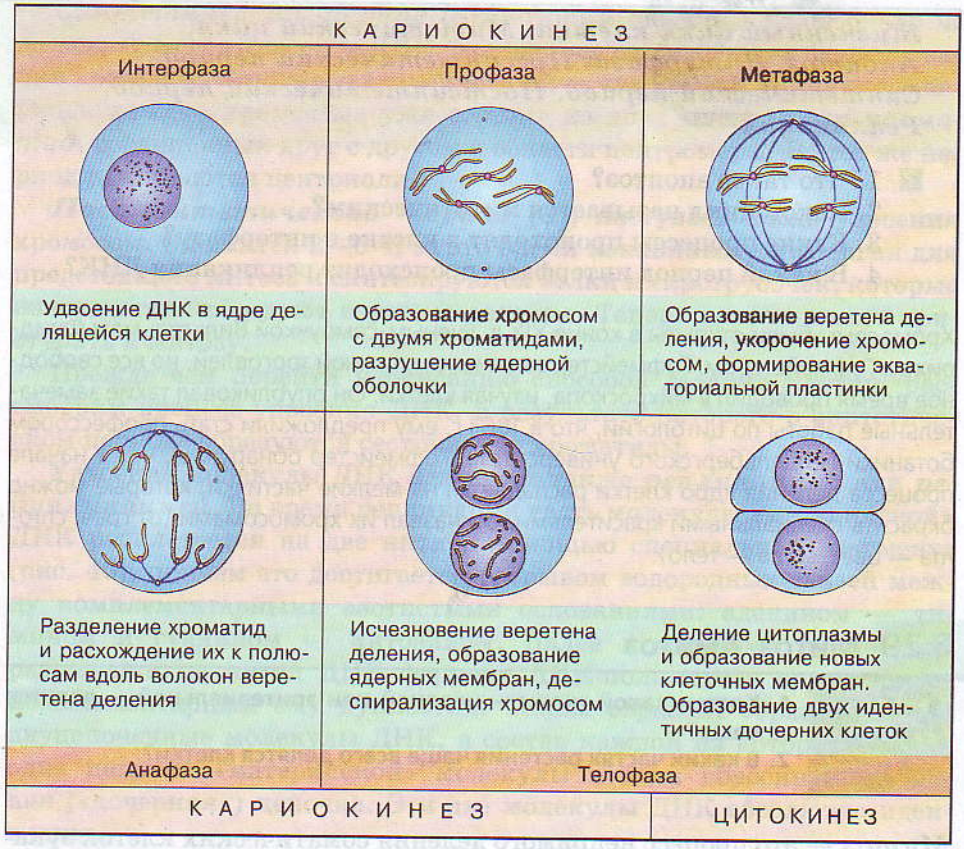


Рис. 47. *Фазы митоза*

Метафаза. Хромосомы располагаются таким образом, что их центромеры находятся в плоскости экватора клетки. Образуется так называемая *метафазная пластинка*, состоящая из хромосом. Нити веретена деления от центросом прикрепляются к центромере каждой хромосомы (см. рис. 47).

Анафаза. Каждая хромосома продольно расщепляется на две идентичные хроматиды, которые расходятся к противоположным полюсам клетки (см. рис. 47). Таким образом, за счет идентичности дочерних хроматид у двух полюсов клетки оказывается одинаковый генетический материал: такой же, какой был в клетке до начала митоза.

Телофаза. Дочерние хромосомы деспирализуются у полюсов клетки и становятся доступными для транскрипции. Начинается синтез бел-

ков. Формируются ядерные оболочки и ядрышки. Нити веретена деления распадаются (см. рис. 47).

На этом кариокинез заканчивается, и начинается цитокинез. При этом у животных клеток в экваториальной плоскости возникает перетяжка. Она углубляется до тех пор, пока не происходит разделения двух дочерних клеток (см. рис. 47). В образовании перетяжки важную роль играют структуры цитоскелета. Растительные клетки не могут делиться таким образом, так как имеют жесткую клеточную стенку. В них образуется внутриклеточная перегородка.

С момента разделения дочерних клеток каждая из них вступает в интерфазу нового клеточного цикла.

Биологическое значение митоза заключается в воспроизводстве клеток с количественно и качественно одинаковой генетической информацией. Это обеспечивается тем, что при репликации ДНК возникают два одинаковых набора хромосом, которые в процессе митоза равномерно распределяются по дочерним клеткам. Митоз необходим для нормального развития и роста многоклеточного организма. Он же лежит в основе процессов заживления повреждений и бесполого размножения.

Амитоз. Прямое деление клеток, или ***амитоз***, встречается относительно редко. При амитозе ядро начинает делиться без видимых предварительных изменений. При этом не обеспечивается равномерное распределение ДНК между двумя дочерними клетками, так как при амитозе хромосомы не образуются. Иногда при амитозе не происходит цитокинеза. В этом случае образуется двуядерная клетка. Если же деление цитоплазмы все-таки произошло, то велика вероятность, что обе дочерние клетки будут неполноценными. Амитоз часто встречается в отмирающих тканях, а также в клетках опухолей.

Кариокинез. Цитокинез. Веретено деления. Амитоз.

1. Чем митоз отличается от амитоза?
2. Какие фазы выделяют в процессе митоза?
3. В какую фазу митоза образуется веретено деления?
4. Каково биологическое значение митоза?

Продолжительность митоза в клетках различных видов живых существ различается очень сильно. Например, клетки зародыша плодовой мушки дрозофилы делятся за 6 мин, а клетки эндосперма семени гороха — за 180 мин!

§ 30 Мейоз

1. В каких случаях происходит мейоз?
2. Какой набор хромосом называется диплоидным?

Мейоз — это особый вид деления клетки, при котором число хромосом в дочерних клетках становится гаплоидным. Это необходимо для сохранения постоянства числа хромосом при половом размножении. Для примера рассмотрим созревание половых клеток у человека. В каждой клетке человеческого тела диплоидный набор хромосом ($2n$) составляет 46: 23 от отца и 23 от матери. Новый человеческий ор-

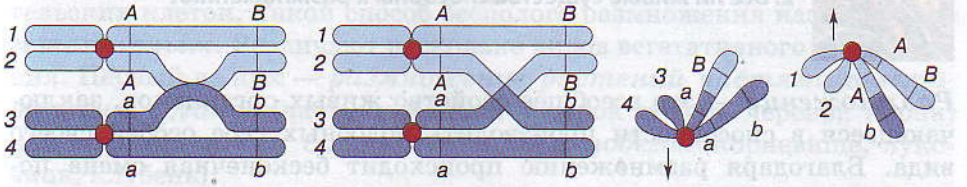
Рис. 48. *Фазы мейоза*

ганизм возникает в момент оплодотворения, т. е. слияния яйцеклетки матери, содержащей 23 хромосомы, и сперматозоида отца, также содержащего 23 хромосомы. В момент оплодотворения в зиготе — первой клетке будущего человека — восстанавливается свойственный клеткам человеческого тела диплоидный набор хромосом: 23 + 23 = 46. Следовательно, при «производстве» яйцеклеток и сперматозоидов необходим особый тип деления клеток, при котором в дочерних клетках будет гаплоидный набор хромосом. Такой тип деления, во время которого из одной диплоидной ($2n$) клетки образуются четыре гаплоидные ($1n$), и получил название мейоза.

Механизм мейоза. Мейоз представляет собой два следующих одно за другим деления генетического материала и цитоплазмы, перед которыми репликация происходит только один раз (рис. 48). Энергия и вещества, необходимые для обоих делений мейоза, накапливаются во время интерфазы I, при этом интерфаза II практически отсутствует.

Во время первого деления мейоза к полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид (рис. 48): у человека — 23 к одному полюсу и 23 к другому. В профазу I происходит ***конъюгация*** хромосом, т. е. каждая хромосома «находит» гомологичную себе и сближается с ней. Во время этого контакта между отцовской и материнской хромосомами может происходить обмен идентичными участками. Это явление получило название ***кроссинговера*** (рис. 49).

Затем пары гомологичных хромосом выстраиваются в цитоплазме, образуя метафазную пластинку. В анафазе, следующей за метафазой, к противоположным полюсам клетки расходятся гомологичные хро-



Контакт и разрыв хроматид *2* и *3* в гомологичном месте

Объединение фрагментов хроматид *2* и *3*. Новые хроматиды *2* и *3* содержат теперь гены *A* и *b*, *a* и *B* соответственно

Хромосомы перемещаются к полюсам клетки. Теперь они скомбинированы по-новому

Рис. 49. *Схема кроссинговера: A и a, B и в — пары активных генов; 1, 2, 3, 4 —хроматиды гомологичных хромосом*

мосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид. После телофазы I, *в результате первого деления мейоза образуются две гаплоидные клетки*, каждая из которых продолжает деление. Второе деление представляет собой обычный митоз и включает в себя соответствующие стадии: интерфазу II (без процесса удвоения ДНК), профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II.

В результате мейоза из одной диплоидной клетки ($2n$) образуется четыре гаплоидных ($1n$).

Очень важное значение имеет кроссинговер. Он увеличивает генетическое разнообразие половых клеток, так как в результате этого процесса образуются хромосомы, несущие гены и отца, и матери. Таким образом, мейоз лежит в основе комбинативной изменчивости.

Мейоз. Конъюгация. Кроссинговер.

1. В чем отличие мейоза от митоза?
2. Каково биологическое значение мейоза?
3. В какую фазу мейоза происходит кроссинговер?

При кроссинговере происходит обмен идентичными участками гомологичных хромосом. Подумайте, какое значение может иметь это явление.

§ 31 Формы размножения организмов. Бесполое размножение

1. Какой вид размножения является древнейшим?
2. Все ли живые существа способны к размножению?

Размножение — это всеобщее свойство живых организмов, заключающееся в способности производить подобных себе особей своего вида. Благодаря размножению происходит бесконечная смена поколений каждого вида. В процессе размножения могут возникать уникальные комбинации генетического материала, влекущие за собой появление наследственных изменений в организме. Таким образом, возникает генетическое разнообразие особей в пределах одного вида и закладываются основы изменчивости и дальнейшей эволюции вида.

Размножение — необходимое условие существования жизни на Земле.

Бесполое размножение. Древнейшей формой размножения на нашей планете является бесполое размножение. Оно заключается в делении одноклеточного организма (или одной или нескольких клеток многоклеточного организма) и образовании дочерних особей. Чаще эта форма размножения встречается у прокариот, растений, грибов и простейших, наблюдается она и у некоторых видов животных.

Виды бесполого размножения. Рассмотрим основные виды бесполого размножения.

Размножение делением. У прокариот перед делением единственная кольцевая хромосома удваивается, между двумя дочерними хромосомами возникает перегородка и клетка делится надвое.

Многие одноклеточные водоросли (например, хламидомонада, эвглена зеленая) и простейшие (амеба) делятся митозом, образуя две клетки.

Размножение спорами. *Споры* — это специализированные гаплоидные клетки грибов и растений (не путать со спорами бактерий!), служащие для размножения и расселения. У грибов и низших растений споры образуются путем митоза, у высших растений — в результате мейоза.

У семенных растений споры потеряли функцию расселения, но являются необходимым этапом цикла воспроизведения.

Вегетативное размножение. Представленные выше способы бесполого размножения объединяются тем, что новый организм во всех этих случаях развивается из одной клетки одноклеточного или многоклеточного родителя. Однако очень часто при бесполом размножении многоклеточных организмов потомство развивается из группы родительских клеток. Такой способ бесполого размножения называют ***вегетативным***. Различают несколько видов вегетативного размножения. Первый из них — *размножение растений частями вегетативных органов* (часть слоевища, черенок стебля, черенок корня) или *специальными видоизменениями побегов* (корневище, луковица, клубень).

Другой вид вегетативного размножения — *фрагментация*, — процесс, основанный на регенерации. Так, например, фрагмент тела дождевого червя дает начало целой особи. Однако следует учитывать, что в природных условиях фрагментация встречается редко, в частности у многощетинковых червей, плесневых грибов, некоторых водорослей (спирогира).

Третий вид вегетативного размножения — *почкование*. В этом случае группа клеток родительской особи начинает согласованно делиться, давая начало дочерней особи, которая некоторое время развивается как часть материнского организма, а затем отделяется от него (пресноводная гидра) или формирует колонии из многих особей (коралловые полипы).

Значение бесполого размножения. Бесполое размножение позволяет быстро увеличивать численность особей данного вида в благоприятных условиях. Но при таком способе размножения все потомки имеют генотип, идентичный родительскому. Следовательно, при бесполом размножении практически не происходит увеличения генетического разнообразия, которое могло бы оказаться очень полезным при необходимости приспособиться к изменившимся условиям обитания. По этой причине подавляющее большинство живых организмов периодически или постоянно размножаются половым путем.

Бесполое размножение. Вегетативное размножение.

1. Какое размножение называется бесполым?
2. Какие виды бесполого размножения различают?
3. Каково биологическое значение бесполого размножения?

Встречается способ бесполого размножения, называемый *шизогонией*. Шизогония свойственна малярийным плазмодиям, относящимся к простейшим. При этом содержимое материнской клетки многократно делится и образуется множество новых клеток-паразитов.

Особым видом вегетативного размножения организмов является *полиэмбриония*. В этом случае зародыш (эмбрион) высших животных вскоре после образования делится на несколько фрагментов, каждый из которых независимо развивается в полноценную особь. Такое деление эмбрионов встречается, например, у броненосцев. К полиэмбриогонии также относится образование однояйцевых близнецов у человека. В этом случае зигота, возникшая в результате обычного оплодотворения, дробясь, образует зародыш, который, по пока не вполне понятным причинам, разделяется на несколько частей. Каждая из этих частей проходит путь нормального эмбрионального развития, в результате чего рождаются два и более практически одинаковых младенца, обязательно одного пола. Частота рождаемости однояйцевых близнецов не превышает одного случая на 250 обычных родов. Но иногда разделение формирующегося зародыша бывает неполным. В этом случае возникают организмы, имеющие общие части тела или

внутренние органы. Таких однояйцевых близнецов принято называть сиамскими, в честь Чанга и Энга Банкеров, родившихся в Таиланде (тогда Сиам) (рис. 50). Чанг и Энг были соединены в области грудной клетки плотной связкой толщиной около 9 см. Даже в те годы их, вероятно, можно было бы разделить хирургическим путем, однако они не согласились на это. Женившись на двух сестрах-американках, они стали зажиточными фермерами. У их жен родилось в общей сложности 22 ребенка.

Рис. 50. *Сиамские близнецы*

Иногда природа совершает более серьезные ошибки. Во Франции у девочки-подростка, страдавшей малокровием и искривлением позвоночника, во время медицинского обследования неожиданно обнаружили в брюшной полости зародыш младенца. Однако находился этот зародыш не в матке, а был соединен кровеносными сосудами с сосудами брюшной полости, поскольку зародыш быстро рос, его пришлось удалять хирургическим путем, иначе бы его «мама» погибла. Зародыш достигал 30 см в длину. Как же могла возникнуть такая ошибка природы? Видимо, одна из клеток брюшной полости девочки начала дробиться так же, как дробится зигота после оплодотворения, и дала начало новому человеческому организму. Однако зародыш был изначально обречен, и он никогда бы не смог превратиться в полноценного здорового ребенка, так как развивался не в том месте, где нужно, и не снабжался необходимыми гармонами и питательными веществами. После удаления зародыша девочка быстро выздровела и ее внутренние органы, сдавленные растущим зародышем, стали развиваться нормально.

§ 32 Формы размножения организмов. Половое размножение

1. **В чем преимущество полового размножения перед бесполым?**
2. **Приведите примеры организмов, которые размножаются в основном бесполым путем.**

Способы полового размножения. При половом размножении особи каждого следующего поколения возникают в результате слияния двух специализированных гаплоидных клеток — ***гамет***. Чаще всего гаметы формируются в специальных органах мужских и женских особей. Биологический смысл полового размножения заключается в объединении генетической информации родительских особей, благодаря чему увеличивается генетическое разнообразие потомства и его жизнестойкость.

По-видимому, исторически более древние обоеполые животные — ***гермафродиты***, такие как кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, некоторые моллюски. Но в ходе эволюции стали преобладать *раздельнополые виды*.

Почему же некоторые гермафродитные виды сохранились до сих пор? Преимущество обоеполости в возможности самооплодотворения. Это очень важно, например, для крупных паразитических червей — цепней, которые обычно встречаются в организме хозяина по одному. Вероятность встретить полового партнера для них мала. Однако, если есть такая возможность, у гермафродитов наблюдается и перекрестное оплодотворение, т. е. сливаются гаметы двух различных особей.

Половой процесс возник очень давно. Его простейшие формы наблюдаются у бактерий и простейших. Например, у инфузории-туфельки половой процесс получил название ***конъюгации***. В ходе ее две инфузории сближаются и обмениваются друг с другом частями генетического материала. При этом обе инфузории приобретают новые свойства, полезные для выживания в меняющихся условиях окружающей среды. Однако число особей при этом не увеличивается, поэтому-то конъюгацию у инфузорий называют половым процессом, а не размножением.

У некоторых одноклеточных организмов наблюдается разновидность полового процесса, которую называют ***копуляцией***. При копуляции целые клетки-организмы превращаются в неотличимые друг от друга гаметы и сливаются, образуя зиготу. У наиболее древних организмов формируется только один вид гамет; нельзя сказать, жен-

скими они являются или мужскими. Такой тип полового размножения называется *изогамией*. Однако в процессе эволюции появились значительные отличия женских гамет (яйцеклеток) от мужских (сперматозоидов). В настоящее время яйцеклетки подавляющего большинства животных — крупные и неподвижные, а сперматозоиды очень малы и способны передвигаться. Такой тип полового размножения (при котором формируется два вида гамет) называется *гетерогамией*.

Яйцеклетки. У животных яйцеклетки формируются в женских половых железах — ***яичниках***. Обычно яйцеклетки — это округлые, относительно крупные клетки, содержащие в цитоплазме запас питательных веществ в виде желтка. В ядрах яйцеклеток, помимо ДНК, находятся также запасные иРНК, в которых записана структура ряда важнейших белков будущего зародыша. Яйцеклетки животных подразделяют на несколько видов, в зависимости от количества и характера распределения желтка в клетке. Например, у моллюсков и ланцетника желток распределен по клетке равномерно, ядро находится в центре, а сама яйцеклетка мала. У некоторых рыб, птиц, рептилий и яйцекладущих млекопитающих желтка в клетке очень много, и цитоплазма с ядром сдвинуты на один из полюсов клетки. Сама же яйцеклетка у этих животных может быть очень крупной. У плацентарных млекопитающих яйцеклетки малы, их диаметр составляет 0,1—0,2 мм. Желтка они практически не содержат, и будущий зародыш сможет питаться только за счет материнского организма.

Сперматозоиды. У животных сперматозоиды формируются в мужских половых железах — ***семенниках***. У большинства млекопитающих, в том числе и у человека, семенники расположены в особом выпячивании брюшной стенки — мошонке. Мошонка выполняет роль «физиологического холодильника», так как благодаря ей в семенниках поддерживается более низкая, чем во всем теле, температура — 33—34 °С. Такая температура является обязательным условием для созревания нормальных сперматозоидов.

Обычно сперматозоиды — очень мелкие клетки. Например, длина головки сперматозоида человека всего 4,5—5,5 мкм. Он состоит из головки, которая почти полностью занята ядром с гаплоидным набором хромосом; шейки, в которой находится структура, сходная по строению с центриолями, и митохондрии; хвоста, образованного микротрубочками и обеспечивающего подвижность всего сперматозоида. В передней части головки сперматозоида находится видоизмененный

комплекс Гольджи, называемый *акросомой*. В ней запасается особый фермент, который необходим для растворения оболочки яйцеклетки, без чего невозможно оплодотворение.

Гаметы. Гермафродиты. Конъюгация. Копуляция. Яичники. Семенники.

1. В чем отличие конъюгации от копуляции?
2. Где формируются яйцеклетки?
3. Для чего нужна акросома сперматозоида?

Яйцеклетка кистеперой рыбы латимерии имеет диаметр около 10 см, а хрящевой рыбы сельдевой акулы — до 23 см.

§ 33 Развитие половых клеток

1. В каких железах развиваются гаметы?
2. Каков набор хромосом в гаметах?

Гаметогенез. Процесс формирования половых клеток — гамет — получил название ***гаметогенеза***. Формирование яйцеклеток называют ***оогенезом***, а сперматозоидов — ***сперматогенезом***. Между этими двумя процессами много общего (рис. 51), и в них выделяют несколько фаз.

Первая фаза гаметогенеза называется *фазой размножения*. Во время этой фазы первичные половые клетки многократно делятся митозом, сохраняя диплоидный набор хромосом в ядрах. Таким образом, увеличивается количество будущих гамет. У самцов млекопитающих (в том числе и у человека) этот процесс идет с момента наступления половой зрелости до глубокой старости. А вот у самок млекопитающих первичные половые клетки делятся только в период внутриутробного развития плода и до наступления полового созревания сохраняются в покое.

Вторая фаза гаметогенеза — *фаза роста*. В этот период будущие сперматозоиды и яйцеклетки увеличиваются в размерах, происходит репликация ДНК, запасаются вещества, необходимые для последующих делений.

Третью фазу гаметогенеза называют *фазой созревания*. Во время этой фазы будущие гаметы делятся мейозом, в результате которого из каждой диплоидной клетки получается 4 гаплоидных.

Особенности сперматогенеза и оогенеза. При образовании сперматозоидов каждая из четырех дочерних клеток полноценна и способна оплодотворить яйцеклетку. А вот при созревании яйцеклеток мейотическое деление протекает иначе: цитоплазма распределяется между дочерними клетками неравномерно. При этом только одна из образовавшихся четырех клеток становится жизнеспособной яйцеклеткой, а три остальные дочерние клетки превращаются в так называемые ***направительные тельца*** с минимальным содержанием питательных веществ (рис. 51), которые затем разрушаются. Смысл образования направительных телец заключается в уменьшении количества зрелых, способных к оплодотворению яйцеклеток. И в результате зрелая яйцеклетка имеет достаточное количество питательных веществ.

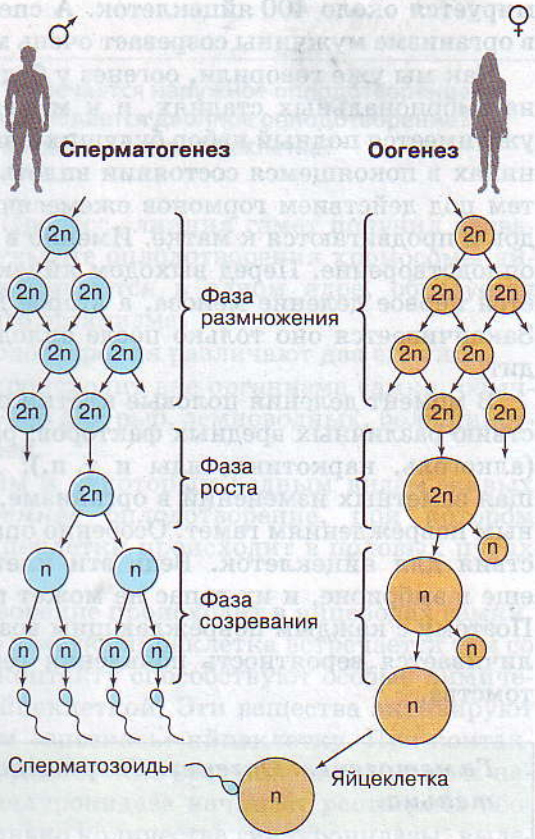


Рис. 51. *Схема гаметогенеза у человека*

В сперматогенезе выделяют еще одну, заключительную фазу — *фазу формирования*. Ее сущность заключается в том, что у сперматозоидов возникают специфические приспособления, в частности жгутик, и они приобретают подвижность.

Несмотря на то что в женском эмбрионе закладывается очень большое количество яйцеклеток, созревают из них лишь немногие. За период, когда женщина способна к деторождению, окончательно фор-

мируется около 400 яйцеклеток. А сперматозоидов в течение жизни в организме мужчины созревает очень много — до 10^{10}.

Как мы уже говорили, оогенез у будущей девочки начинается еще на эмбриональных стадиях, и к моменту рождения в ее организме уже имеется полный набор будущих яйцеклеток. Они хранятся в яичниках в покоящемся состоянии вплоть до полового созревания, а затем под действием гормонов ежемесячно выходят в просвет яйцеводов и продвигаются к матке. Именно в этот момент может произойти оплодотворение. Перед выходом яйцеклетки из яичника заканчивается первое деление мейоза, а второе деление доходит до метафазы. Заканчивается оно только после оплодотворения, если оно происходит.

В момент деления половые клетки особенно чувствительны к действию различных вредных факторов: радиации, химических веществ (алкоголь, наркотики, яды и т. п.). Доза радиации, не вызывающая заметных изменений в организме, может привести к значительным повреждениям гамет. Особенно опасны неблагоприятные воздействия для яйцеклеток. Ведь эти клетки начинают формироваться еще в эмбрионе, и их запас не может пополняться в течение жизни. Поэтому с каждым повреждающим воздействием на яйцеклетки увеличивается вероятность появления генетических отклонений у потомства.

Гаметогенез. Оогенез. Сперматогенез. Направительные тельца.

1. Где формируются половые клетки у животных?
2. От чего, как правило, зависит размер яйцеклеток?
3. На какие фазы подразделяется гаметогенез?
4. Каковы особенности строения сперматозоида?
5. Когда и где заканчивается митоз при созревании яйцеклетки?
6. Что такое направительные тельца? В чем смысл их образования?
7. Что может нарушить нормальный процесс гаметогенеза?

То, что для оплодотворения яйцеклетки необходимы сперматозоиды, содержащиеся в семенной жидкости, доказал в XVIII в. итальянский аббат Ладзаро Спаллацани. Он надевал на самцов жаб и лягушек в брачный период специальные шелковые штанишки, и семенная жидкость не могла оплодотворить яйцеклетки самок. Поэтому развития головастиков не происходило.

§ 34 Оплодотворение

1. У каких животных встречается наружное оплодотворение?
2. У каких растений наблюдается двойное оплодотворение?
3. В какой части цветка развивается яйцеклетка?

Оплодотворение и его типы. Процесс слияния гамет получил название ***оплодотворения***. В результате оплодотворения хромосомы яйцеклетки и сперматозоида оказываются в одном ядре, образуется ***зигота*** — первая клетка нового организма.

По месту прохождения оплодотворения различают два его типа.

Внешнее оплодотворение происходит вне организма самки, обычно в водной среде. Оно характерно для рыб, земноводных, большинства моллюсков, некоторых червей.

Практически всем наземным и некоторым водным видам живых существ свойственно *внутреннее* оплодотворение, при котором «встреча» сперматозоида и яйцеклетки происходит в половых путях самки.

У млекопитающих оплодотворение происходит в яйцеводах самки. Двигающаяся по направлению к матке яйцеклетка встречается там со сперматозоидами, причем их контакту способствуют особые химические вещества, выделяемые яйцеклеткой. Эти вещества активируют сперматозоиды и позволяют им «опознать» яйцеклетку. При контакте с яйцеклеткой акросома сперматозоида разрушается, при этом находившийся в ней фермент гиалуронидаза начинает растворять оболочку яйцеклетки (рис. 52). Однако количества гиалуронидазы, выделяемого одним сперматозоидом, для этого недостаточно; необходимо, чтобы фермент выделился из тысяч сперматозоидов. Только в этом случае один из них сможет проникнуть в яйцеклетку. Как только проникновение произошло, вокруг яйцеклетки формируется особая прочная оболочка, препятствующая попаданию в нее других сперматозоидов.

Ядро сперматозоида в цитоплазме яйцеклетки увеличивается примерно до размера ядра яйцеклетки. Ядра двигаются навстречу друг другу и сливаются. Таким образом, в образовавшейся клетке — зиготе — восстанавливается диплоидный набор хромосом, и начинается ее дробление.

Итак, у человека для оплодотворения необходим только один сперматозоид. Однако оплодотворение возможно лишь в том случае, когда в половые пути женщины попадает одновременно около 300 млн сперм-

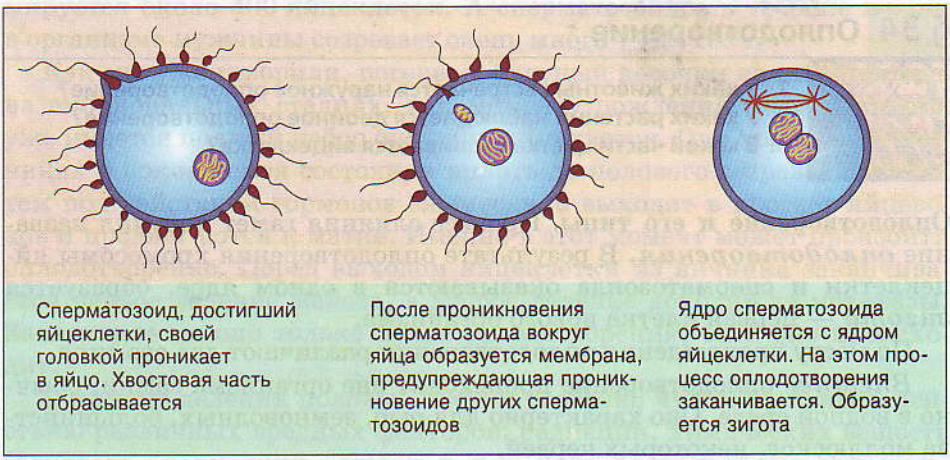


Рис. 52. *Схема оплодотворения у млекопитающих*

матозоидов! Даже если их будет 2 млн, то оплодотворения не произойдет. Зачем же нужно такое количество сперматозоидов?

Сперматозоидам приходится проходить долгий и трудный путь по матке и яйцеводу. Далеко не всем сперматозоидам удается его преодолеть. Если сопоставить размеры сперматозоида и человека, то последнему, чтобы пройти путь, аналогичный пути сперматозоида, необходимо будет пробежать 10 км. Кроме того, по яйцеводу сперматозоиды движутся навстречу току жидкости, что создает для них дополнительные препятствия. Наконец, для выделения достаточного количества гиалуронидазы, растворяющей оболочку яйцеклетки, также необходимо множество сперматозоидов.

Двойное оплодотворение. Особый вид оплодотворения характеризует наиболее многочисленную и процветающую группу растений — покрытосеменные. Он получил название двойного оплодотворения.

В пыльниках тычинок из материнских клеток в результате мейоза образуются гаплоидные ***микроспоры***. Каждая микроспора делится, образуя две также гаплоидные клетки — *вегетативную* и *генеративную*, которые формируют ***пыльцевое зерно***. Пыльцевое зерно покрыто двумя оболочками. Пыльцевое зерно представляет собой *мужской гаметофит*. При попадании пыльцевого зерна на рыльце пестика (рис. 53) вегетативная клетка прорастает, образуя *пыльцевую трубку*, которая в своем росте стремится к завязи. Генератив-

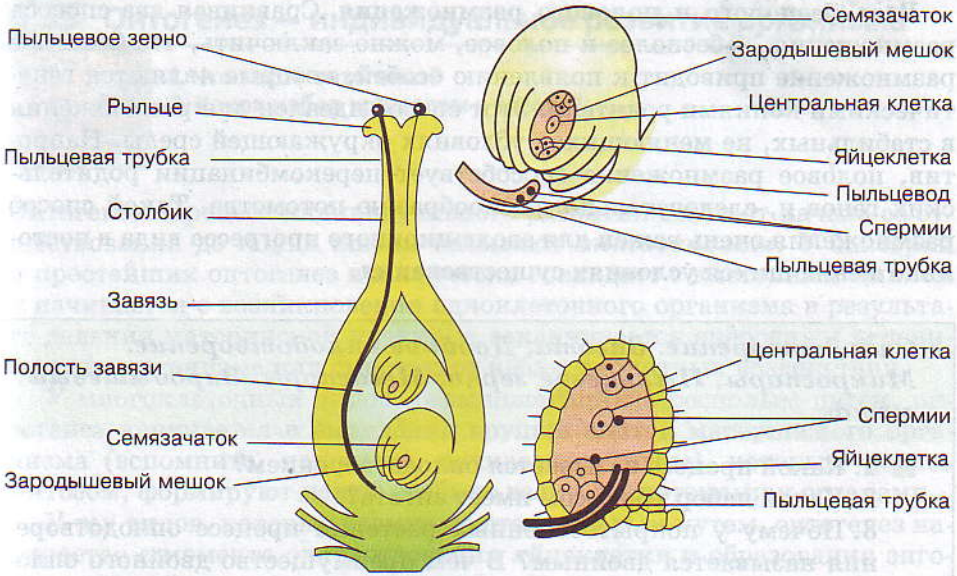


Рис. 53. *Двойное оплодотворение у покрытосеменных*

ная клетка перемещается в пыльцевую трубку, делится, образуя два неподвижных *спермия*.

В завязи из материнской клетки в результате мейоза образуются четыре гаплоидные ***мегаспоры***. Три из них отмирают, а одна продолжает делиться, формируя ***зародышевый мешок*** с несколькими гаплоидными клетками, одна из которых является *яйцеклеткой*. Две гаплоидные клетки сливаются, образуя *центральную* диплоидную *клетку*. Зародышевый мешок является *женским гаметофитом*. После того как пыльцевая трубка прорастает в семязачаток, один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку и образуется диплоидная зигота. Другой спермий сливается с центральной клеткой зародышевого мешка. Таким образом, у покрытосеменных растений при оплодотворении происходит два слияния, т. е. двойное оплодотворение. В результате первого из них возникает зигота, из которой развивается диплоидный зародыш семени, а в результате второго — триплоидная центральная клетка, из которой затем формируется *эндосперм* (запасающая питательная ткань), за счет которого питается развивающийся зародыш нового растения. Этот процесс был открыт русским ботаником С. Г. Навашиным в 1898 г.

Роль бесполого и полового размножения. Сравнивая два способа размножения — бесполое и половое, можно заключить, что бесполое размножение приводит к появлению особей, которые являются генетическими копиями родителя. Этот способ идеален для размножения в стабильных, не меняющихся условиях окружающей среды. Напротив, половое размножение способствует перекомбинации родительских генов и, следовательно, разнообразию потомства. Такой способ размножения очень важен для эволюционного прогресса вида в постоянно меняющихся условиях существования.

Оплодотворение. Зигота. Двойное оплодотворение. Микроспоры. Пыльцевое зерно. Мегаспоры. Зародышевый мешок.

1. Какой процесс называется оплодотворением?
2. Какой набор хромосом имеет зигота?
3. Почему у покрытосеменных растений процесс оплодотворения называется двойным? В чем преимущество двойного оплодотворения у покрытосеменных?
4. Какой набор хромосом в клетках эндосперма покрытосеменных?

Партеногенез. Особой формой полового размножения является партеногенез, встречающийся у некоторых растений, насекомых, червей, рептилий и птиц. При таком способе размножения происходит развитие полноценных особей из неоплодотворенной яйцеклетки. Партеногенез, как правило, наблюдается у животных с высоким уровнем смертности или у видов, живущих в таких условиях, где встреча самки с самцом затруднена. Например, партеногенетически развиваются трутни — самцы пчел. Ученые доказали возможность искусственной активации яйцеклетки человека и развития из нее детского организма без оплодотворения, однако при этом невозможно ожидать появления полноценного ребенка, и такие опыты запрещены.

Особенности оплодотворения у некоторых животных. Обычно оплодотворение происходит вскоре после попадания сперматозоидов в организм самки. Однако у летучих мышей спаривание происходит осенью, всю зиму сперматозоиды живут в организме мыши, а оплодотворение имеет место только весной, когда созревают яйцеклетки.

Некоторые морские черепахи спариваются один раз в несколько лет, однако после этого спаривания самки откладывают в течение многих лет яйца с нормально развивающимися зародышами.

§ 35 Онтогенез — индивидуальное развитие организма

1. Что такое онтогенез?
2. Каков набор хромосом в зиготе?

Онтогенез. Процесс индивидуального развития особи от начала ее существования до конца жизни называют ***онтогенезом***. У бактерий и простейших онтогенез практически совпадает с клеточным циклом и начинается с возникновения одноклеточного организма в результате деления материнской клетки, а заканчивается очередным делением этого организма или смертью от неблагоприятных воздействий.

У многоклеточных видов, размножающихся бесполым путем, онтогенез начинается с выделения группы клеток материнского организма (вспомните, например, почкование гидры), которые, делясь митозом, формируют новую особь со всеми ее системами и органами.

У тех видов, которые размножаются половым путем, онтогенез начинается с момента оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы — первой клетки нового организма.

Онтогенез — это не просто рост маленькой особи до тех пор, пока она не превратится в большую. Это цепь строго определенных сложнейших процессов на всех уровнях организма, в результате которых формируются присущие только особям данного вида особенности строения, жизненных процессов, способность к размножению. Заканчивается онтогенез процессами, закономерно ведущими к старению и смерти.

С генами родителей новая особь получает своего рода инструкции о том, когда и какие изменения должны происходить в организме, чтобы он мог успешно пройти весь жизненный путь. Таким образом, онтогенез представляет собой реализацию наследственной информации.

Типы онтогенеза. У животных выделяют три типа онтогенеза: *личиночный*, *яйцекладный* и *внутриутробный*.

Личиночный тип развития встречается, например, у насекомых, рыб, земноводных. Желтка в их яйцеклетках мало, и зигота быстро развивается в личинку, которая самостоятельно питается и растет. Затем, по прошествии какого-то времени, происходит ***метаморфоз*** — превращение личинки во взрослую особь (рис. 54). У некоторых видов наблюдается даже целая цепочка превращений из одной личинки в другую и только потом — во взрослую особь. Смысл существования личинок может заключаться в том, что они питаются другой пищей, нежели взрослые особи, и, таким образом, расширяется пищевая база вида. Сравните, например, питание гусениц (листья) и бабочек (нек-

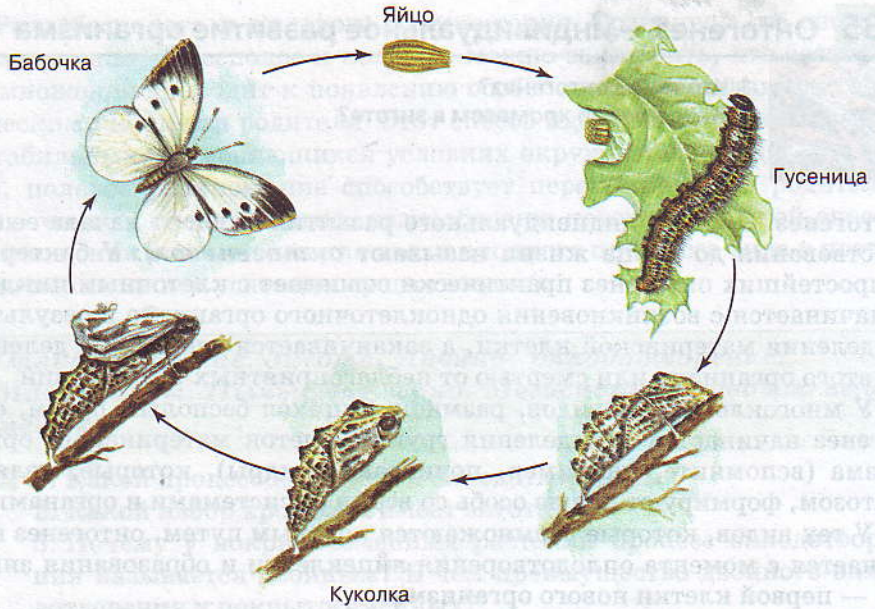


Рис. 54. *Жизненный цикл бабочки*

тар) или головастиков (зоопланктон) и лягушек (насекомые). Кроме того, в личиночной стадии многие виды активно заселяют новые территории. Например, личинки двустворчатых моллюсков способны к плаванию, а взрослые особи практически неподвижны.

Яйцекладный тип онтогенеза наблюдается у рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих, яйцеклетки которых богаты желтком. Зародыш таких видов развивается внутри яйца; личиночная стадия отсутствует.

Внутриутробный тип онтогенеза наблюдается у большинства млекопитающих, в том числе и у человека. При этом развивающийся зародыш задерживается в материнском организме, образуется временный орган — ***плацента***, через который организм матери обеспечивает все потребности растущего эмбриона: дыхание, питание, выделение и др. Внутриутробное развитие оканчивается процессом деторождения.

Периоды онтогенеза. Любой вид онтогенеза у многоклеточных животных принято делить на два периода: *эмбриональный* и *постэмбриональный*.

Эмбриональный период начинается с оплодотворения и представляет собой процесс формирования сложного многоклеточного организма, в котором представлены все системы органов. Заканчивается

этот период выходом личинки из своих оболочек (при личиночном типе), выходом особи из яйца (при яйцекладном типе) или рождением особи (при внутриутробном типе онтогенеза).

Постэмбриональный период начинается с завершения эмбрионального. Он включает в себя половое созревание, взрослое состояние, старение и заканчивается смертью.

Периоды и сроки онтогенеза очень сильно различаются у различных групп живых организмов. Например, у очень многих позвоночных большую часть своего существования особь находится во взрослом состоянии. Напротив, у многих насекомых взрослая стадия — самая короткая и длится всего несколько часов, необходимых для воспроизведения потомства. Очень велики различия в жизненных циклах животных, растений и грибов.

Онтогенез. Типы онтогенеза. Метаморфоз. Плацента.

? 1. Чем отличается онтогенез одноклеточных от онтогенеза многоклеточных организмов?
2. Какие типы онтогенеза различают у животных? В чем их особенности?
3. Чем заканчивается эмбриональный период эмбриогенеза у крокодила?
4. Каковы функции плаценты?

Способность некоторых животных размножаться половым путем на ранних стадиях онтогенеза, например в стадии личинки, получила название *неотении*. Неотения характерна, например, для земноводного животного — мексиканской амбистомы, которая в природных условиях может оставаться всю свою жизнь в личиночном состоянии. Личинка живет в воде, где и размножается. Называется эта личинка аксолотлем, и превращается она в амбистому под действием гормона щитовидной железы.

§ 36 Индивидуальное развитие. Эмбриональный период

1. Как называются клетки, возникающие при дроблении зиготы?
2. Какие зародышевые листки вы знаете?

Эмбриональный период онтогенеза. Мы рассмотрим развитие эмбриона на примере тех животных, чьи яйцеклетки содержат очень мало питательных веществ. К таким животным относятся плацентарные млекопитающие, в том числе и человек.

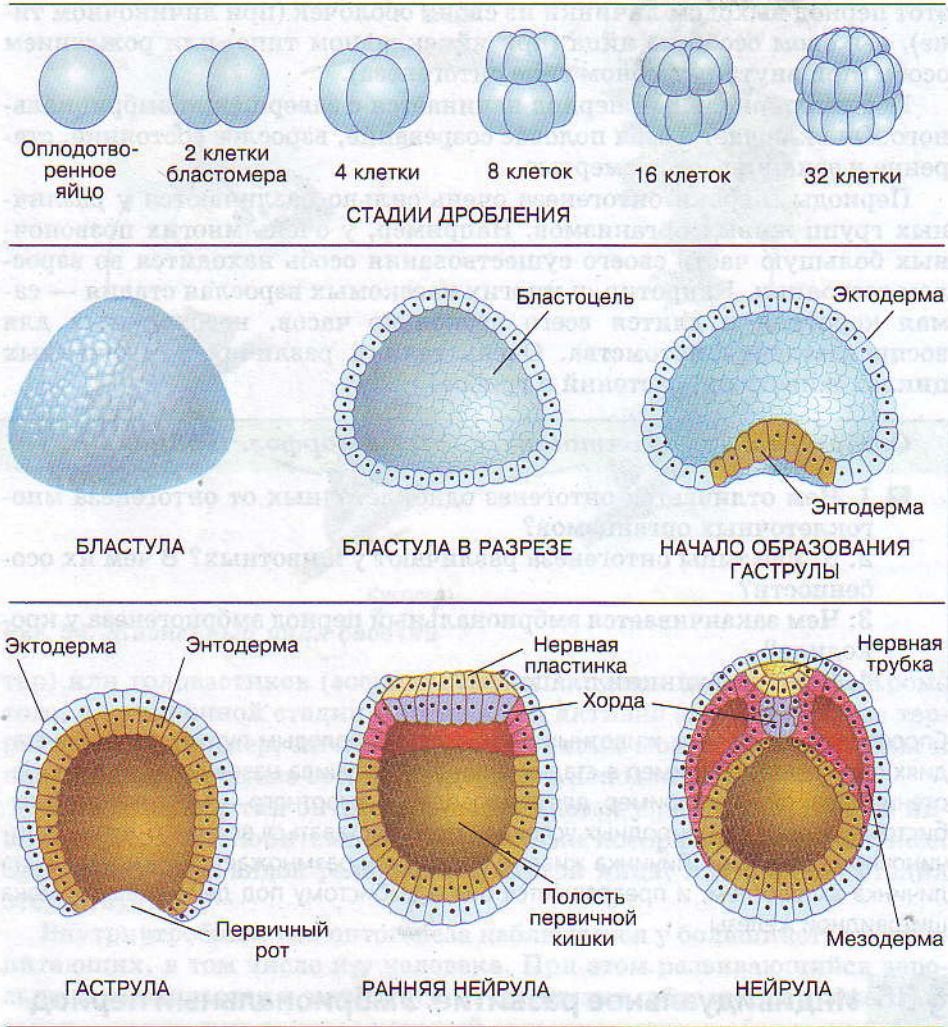


Рис. 55. *Дробление оплодотворенного яйца ланцетника и образование зародышевых листков*

Дробление зиготы, образовавшейся в результате оплодотворения, начинается сразу же в яйцеводе. Первое деление происходит в вертикальной плоскости, и образуются две одинаковые клетки — *бластомеры*. Они не расходятся, а делятся еще раз (рис. 55), в результате чего образуются уже 4 бластомера. Далее все они делятся, но уже

в горизонтальной плоскости. Деления бластомеров быстро следуют одно за другим, и они не успевают расти. Поэтому на начальных стадиях дробления комочек бластомеров, который называется ***морула***, не превосходит по своим размерам зиготу. После нескольких делений, когда число бластомеров достигает 32, они образуют полый шарик со стенками в один ряд клеток. Этот шарик получил название ***бластулы*** (рис. 55). Полость внутри бластулы называется первичной полостью тела, или ***бластоцелью***. У человека на шестой день после оплодотворения бластула выходит из яйцевода в полость матки, а на седьмой день — внедряется в ее стенку. Этот процесс называется *имплантацией* зародыша. После этого на одном из полюсов бластулы ее клетки начинают делиться быстрее, чем на другом, и впячиваться внутрь бластоцели. Этот процесс получил название *гаструляции* (рис. 55). Вскоре из клеток впячивания образуется второй, внутренний слой клеток зародыша. Такой двуслойный шарик называется ***гаструлой***. Наружная стенка гаструлы называется наружным зародышевым листком, или ***эктодермой***, а внутренняя стенка — внутренним зародышевым листком, или ***энтодермой***. Полость внутри гаструлы называется *первичной кишкой*, а отверстие, которое в нее ведет, — *первичным ртом*.

Из клеток, расположенных на границе между экто- и энтодермой, развивается средний зародышевый листок, или ***мезодерма***. У позвоночных животных, эмбриональное развитие которых мы рассматриваем, на месте первичного рта в процессе эмбриогенеза образуется анальное отверстие, а настоящий (вторичный) рот возникает на противоположном полюсе зародыша. Поэтому млекопитающих (как и всех хордовых животных) относят к *вторичноротым*.

Следующая за гаструлой стадия развития зародыша — ***нейрула***. На этой стадии происходит формирование таких важных частей зародыша, как *нервная трубка* и *хорда*. При образовании нервной трубки часть клеток эктодермы образует сначала пластинку, а затем желобок на спинной стороне зародыша (рис. 55). Края этого желобка замыкаются, и образуется нервная трубка, лежащая под эктодермой. При дальнейшем развитии зародыша из передней части нервной трубки формируется головной мозг, а из задней — спинной.

Таким образом, уже на ранних стадиях эмбрионального периода онтогенеза из внешне одинаковых бластомеров развиваются различные по строению и функциям ткани, органы и системы. Этот процесс получил название *дифференцировки клеток*. Он обусловливается тем, что в различных клетках зародыша активируются различные,

строго определенные группы генов. Это приводит к различиям в наборе белков, функционирующих в клетках, и, следовательно, к различиям в химических реакциях, которые в них протекают, и в строении структур, составляющих бластомеры.

Итак, в процессе дифференцировки клеток из эктодермы позвоночных образуется нервная трубка, из которой формируются головной и спинной мозг, а также органы чувств. Кроме того, из эктодермы образуется наружный слой кожи.

Энтодерма дает начало тканям, выстилающим внутренние полости организма позвоночных, а также образует печень, легкие, поджелудочную железу.

Из мезодермы образуется хрящевой и костный скелет, мышцы, почки, сердечно-сосудистая и половая системы.

Взаимовлияние частей развивающегося зародыша. На первых этапах дробления зиготы все бластомеры «равноправны»: если аккуратно выделить один из бластомеров зародыша тритона на той стадии, когда их всего 16, то из этого бластомера при определенных условиях можно вырастить здорового тритона. У кроликов (и, видимо, у человека тоже) такое «равенство» между бластомерами сохраняется только до стадии четырех бластомеров. Далее же начинается внешне незаметная дифференцировка клеток, приводящая к образованию из бластомеров различных частей и органов зародыша. Все части зародыша влияют друг на друга, причем если это влияние нарушить, то развития нормального организма не происходит. Такие влияния получили название ***эмбриональной индукции***. Например, если клетки эктодермы со спинной стороны зародыша тритона пересадить на брюшную сторону другого зародыша, то в этом месте из тканей второго зародыша развивается нервная трубка, хорда, мышечные сегменты (рис. 56). Таким образом, пересаженные клетки сыграли роль *индуктора*, заставившего окружающие ткани развиваться по другому «плану».

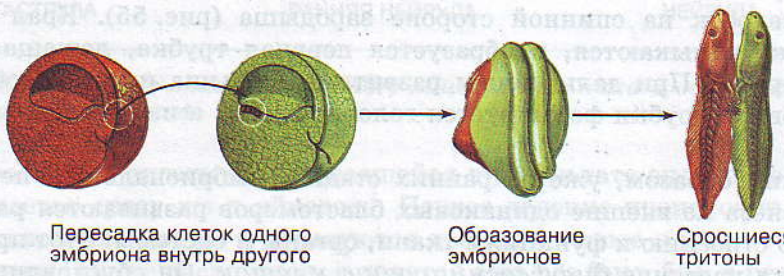


Рис. 56. *Эмбриональная индукция. Схема опытов Г. Шпемана*

В результате такого опыта можно получить два зародыша тритона, сросшихся брюшными стенками.

Влияние условий окружающей среды на развитие эмбриона. В эмбриональном периоде развитие любого организма зависит от условий окружающей среды. Причем в большей степени эта зависимость проявляется у беспозвоночных животных. Яйца птиц практически изолированы от окружающей среды, а оптимальную температуру для зародыша обеспечивают родители при высиживании. У плацентарных млекопитающих «посредником» между зародышем и окружающей средой является организм матери, от которого эмбрион получает питание, кислород, тепло.

Интенсивно делящиеся клетки зародыша весьма чувствительны к неблагоприятным воздействиям, которые могут привести к различным нарушениям в формирующемся организме. Опаснее всего воздействие химических веществ, способных проникать через плаценту в эмбрион. В частности, к таким веществам относятся алкоголь и никотин. Родившийся у курящей или пьющей матери ребенок может быть абсолютно нормальным внешне, но все равно будут повреждены его нервная и эндокринная системы. Более того, ребенок рождается с алкогольной или никотиновой зависимостью.

Морула. Бластула. Бластоцель. Гаструла. Нейрула. Эктодерма. Энтодерма. Мезодерма. Эмбриональная индукция.

1. Какие этапы выделяют в эмбриональном развитии млекопитающих?
2. Каких животных относят к вторичноротым?
3. Из какого зародышевого листка образуется хорда? Нервная трубка?
4. Что такое первичная полость тела?
5. Каково влияние окружающей среды на развитие организма в эмбриональном периоде?

При изучении яйцеклеток и сперматозоидов первым микроскопистам показалось, что внутри половых клеток заключены маленькие зародыши человека — *гомункулусы*. Одни из этих ученых считали, что гомункулус находится в яйцеклетке, а сперматозоид нужен для того, чтобы заставить гомункулуса расти и развиваться. Другие полагали, что гомункулус находится в сперматозоиде, который переносит его в яйцеклетку, где гомункулус развивается в ребенка. Такие взгляды просуществовали до середины XVIII в.

§ 37 Индивидуальное развитие. Постэмбриональный период

1. Вспомните формулировку биогенетического закона.
2. Почему дробление оплодотворенной яйцеклетки у курицы и кролика происходит по-разному?

Постэмбриональное развитие и его периоды. Постэмбриональное развитие начинается с выхода новой особи из яйцевых оболочек или (при живорождении) из организма матери. Оно подразделяется на три периода — *ювенильный*, *пубертатный* и период *старения*.

Первый период, ***ювенильный***, продолжается до окончания полового созревания. Развитие организма в этот период может протекать по двум различным путям. ***Прямое развитие*** происходит, если из яйца или из организма матери выходит особь, похожая на взрослую, но меньшая по размерам и с несформированной половой системой. Другой тип развития называется ***непрямым*** и проходит с метаморфозом. Ювенильный период практически всегда сопровождается ростом организма. С одной стороны, процесс роста запрограммирован генетически, а с другой — зависит от условий существования. В маленьком аквариуме рыбы никогда не достигнут тех размеров, до которых они вырастают в природных условиях. При этом если во время ювенильного периода рыб из маленького аквариума пересадить в большой, то такие рыбы вырастут больше, чем те, которые остались в маленьком аквариуме. У человека рост контролируется целым рядом гормонов, выделяемых гипоталамусом, гипофизом, щитовидной и половыми железами.

Второй период постэмбрионального развития — ***пубертатный*** (т. е. период зрелости). У большинства позвоночных животных он занимает, как правило, большую часть жизни.

Третий период — ***старение***. Старение — это общебиологическая закономерность, свойственная живым организмам. В определенном для каждого вида возрасте в организме начинаются изменения, снижающие возможности этого организма к приспособлению к изменяющимся условиям существования.

Улучшение условий жизни, снижение уровня детской смертности, победа над многими заболеваниями — все это вместе приводит к постоянному возрастанию продолжительности жизни. Если в XVI—XVII вв. этот показатель равнялся всего 30 годам, то сейчас в благополучных странах он составляет 75 лет для мужчин и 80 лет для женщин. Очевидно, что это далеко не предел, и победа над сердечно-сосу-

дистыми и онкологическими болезнями продлит жизнь человека до 120—140 лет. Для этого конечно же необходимо, чтобы люди вели здоровый образ жизни, перестали отравлять себя алкоголем и никотином.

Смерть — это прекращение жизнедеятельности организма. Однако смерть необходима для эволюционного процесса. Без смерти не происходила бы смена поколений — одна из основных движущих сил эволюции.

Периоды постэмбрионального развития: ювенильный, пубертатный, старение. Прямое и непрямое развитие.

1. Какие периоды постэмбрионального развития различают? Что для каждого из них характерно?
2. Какое влияние оказывает внешняя среда на развитие организма?
3. Какое развитие называют развитием организма с метаморфозом? Для каких организмов оно характерно? Приведите примеры животных с прямым и непрямым развитием.
4. Может ли многоклеточный организм быть бессмертным?

Процесс старения запрограммирован генетически, однако до сих пор не создано единой теории, объясняющей старение. Одни исследователи считают, что старение является следствием работы группы генов, которая осуществляет некую «программу старения». Эту точку зрения подтверждает существование редчайшего заболевания человека — *прогерии*. У ребенка, больного прогерией, проявляются явные, нарастающие признаки старости, и в 10—12 лет он выглядит как очень пожилой человек. Доказано также, что ДНК в любом организме постоянно повреждается различными химическими и физическими воздействиями. В молодом возрасте в организме активно работают специальные ферменты, восстанавливающие нормальное строение ДНК, однако в старости эти ферменты функционируют все слабее, и накопление «ошибок» в структуре ДНК ведет к онкологическим заболеваниям, нарушениям обмена веществ и др.

Краткое содержание главы

Клетка является единицей жизни. Изначально возникли одноклеточные живые организмы, однако в процессе эволюции стали преобладать многоклеточные формы жизни. Живой организм представляет собой саморегулирующуюся систему, способную к воспроизведению себе подобных, т. е. к размножению.

Жизнь клетки от момента ее возникновения в результате материнской клетки и до ее собственного деления или естественной гибели называется жизненным циклом клетки или клеточным циклом. Основной способ деления клеток — митоз, включающий в себя следующие стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Промежуток между делениями клетки, в который происходит подготовка к делению, называется интерфазой, подразделяемой на три периода.

Клетки многоклеточного организма не могут делиться бесконечно, так как существует генетически «запрограммированная» клеточная смерть — апоптоз.

Размножение может быть бесполым и половым. В основе бесполого размножения лежит деление клетки или клеток митозом.

В основе полового размножения лежит деление клеток мейозом, так как половые клетки — гаметы должны содержать гаплоидный ($1n$) набор хромосом.

В результате оплодотворения возникает зигота. Существует наружное и внутреннее оплодотворение. У покрытосеменных растений существует особый способ оплодотворения — двойное оплодотворение.

Индивидуальное развитие организма — онтогенез. У животных выделяют три возможных типа онтогенеза — личиночный, яйцекладный, внутриутробный.

Любой тип онтогенеза у многоклеточных животных делится на два периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Стадии эмбрионального периода онтогенеза: дробление, бластула, гаструла, нейрула. Организм большинства животных формируется из трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

В процессе эмбрионального развития одни части развивающегося зародыша влияют на формирование других его частей. Это явление получило название эмбриональной индукции.

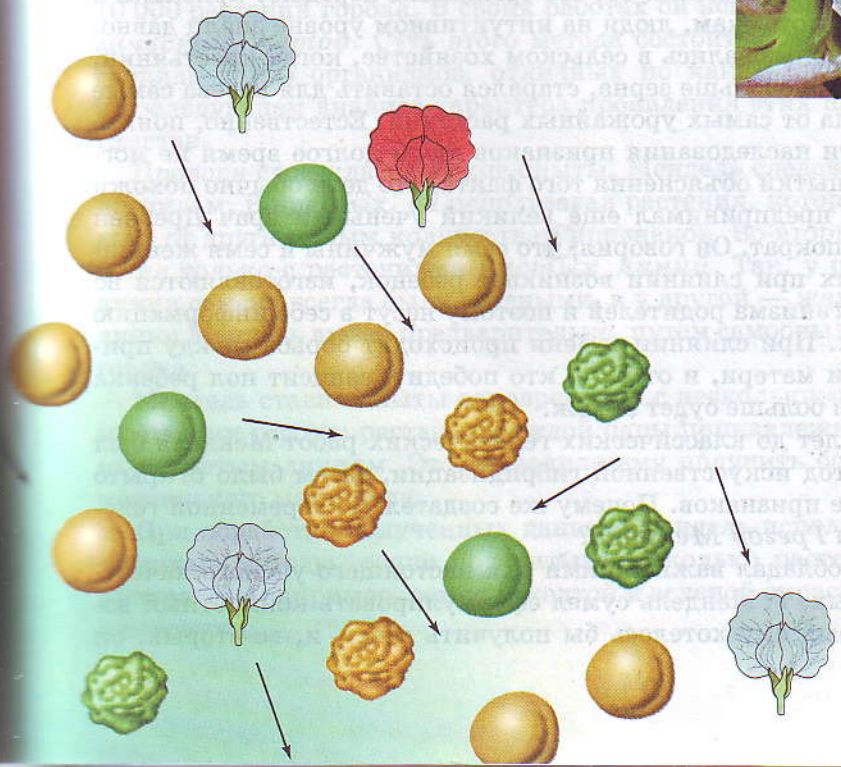
Процесс постэмбрионального развития подразделяется на три периода: ювенильный, пубертатный и старение.

Глава

3 Основы генетики

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *каковы основные законы наследственности;*
- *как гены могут взаимодействовать между собой;*
- *как возникают нарушения в генотипе и что они влекут за собой.*



Генетика — наука о закономерностях наследственности и изменчивости живых организмов. Наследственность — это всеобщее свойство живых организмов передавать свои свойства и признаки из поколения в поколение. Изменчивость — свойство живого организма приобретать в процессе индивидуального развития новые по сравнению с другими особями того же вида признаки. Элементарной единицей наследственности является ген, представляющий собой участок молекулы ДНК, в котором закодирована информация о структуре одного белка.

§ 38 История развития генетики. Гибридологический метод

1. Что изучает генетика?
2. Почему основателем генетики считают Г. Менделя?
3. Как называется метод исследования, созданный Г. Менделем?

История развития генетики. То, что организмы передают признаки и свойства своим потомкам, люди на интуитивном уровне знали давно. Эти знания использовались в сельском хозяйстве, когда крестьянин, желая получить побольше зерна, старался оставить для посева самые крупные семена от самых урожайных растений. Естественно, понять закономерности наследования признаков люди долгое время не могли. Первые попытки объяснения того факта, что дети обычно похожи на родителей, предпринимал еще великий ученый и врач Древней Греции — Гиппократ. Он говорил, что семя мужчины и семя женщины, из которых при слиянии возникает ребенок, изготовляются во всех частях организма родителей и поэтому несут в себе информацию об этих частях. При слиянии семени происходит борьба между признаками отца и матери, и от того, кто победит, зависит пол ребенка и то, на кого он больше будет похож.

Еще за 100 лет до классических генетических работ Менделя был разработан метод искусственной гибридизации, затем было открыто доминирование признаков. Почему же создателем современной генетики считается *Грегор Мендель*?

Г. Мендель обладал важнейшими для настоящего ученого качествами. Во-первых, Г. Мендель сумел сформулировать конкретный вопрос, на который ему хотелось бы получить ответ, и, во-вторых, он

умел правильно понимать и трактовать результаты опытов, т. е. был способен сделать корректные выводы из результатов своих экспериментов. Результаты многолетней работы Г. Мендель обобщил в публикации «Опыты над растительными гибридами», которая вышла в свет 8 февраля 1865 г. В этой статье были изложены основные закономерности наследования признаков, которые легли в основу современной генетики. Таким образом, генетика — одна из немногих научных дисциплин, у которых есть точная дата рождения. Однако работы Г. Менделя опередили свое время; они были оценены по достоинству только через 35 лет.

В 1900 г. три исследователя (*Гуго де Фриз*, *Карл Эрих Корренс*, *Эрих Чермак*) независимо друг от друга на разных объектах переоткрыли законы Менделя. Результаты работ этих исследователей доказали правильность закономерностей, установленных в свое время Г. Менделем. Они честно признали его первенство в этом вопросе и присвоили этим закономерностям имя Менделя. 1900 год считается официальной датой рождения науки генетики.

Гибридологический метод. Г. Мендель поставил перед собой цель выяснить правила наследования отдельных признаков гороха. Эту работу исследователь вел в течение 8 лет, изучив за это время более 10 000 растений гороха. В своих работах он использовал ***гибридологический метод***. Суть этого метода состоит в скрещивании (т. е. гибридизации) организмов, отличных по каким-либо признакам и в последующем анализе характера проявления этих признаков у потомства.

Проводя свои классические опыты, Мендель следовал нескольким правилам. Во-первых, он использовал растения, которые отличались друг от друга малым количеством признаков. Во-вторых, ученый работал только с растениями ***чистых линий***. Так, у растений одной линии семена всегда были зелеными, а у другой — желтыми. Чистые линии Мендель вывел предварительно, путем самоопыления растений гороха.

Мендель ставил опыты одновременно с несколькими родительскими парами гороха; растения каждой пары принадлежали к двум разным чистым линиям. Это позволило ему получить больше экспериментального материала.

При обработке полученных данных Мендель использовал количественные методы, точно подсчитывая, сколько растений с данным признаком (например, семян с желтой и зеленой окраской) появилось в потомстве.

Необходимо добавить, что Мендель очень удачно выбрал объект для своих опытов. Горох легко выращивать, в условиях Чехии он размножается несколько раз в год, сорта гороха отличаются друг от друга рядом хорошо различимых признаков, и, наконец, в природе горох самоопыляем, но в эксперименте самоопыление легко предотвратить, и исследователь может опылить растение пыльцой с другого растения.

Исследуя закономерности наследования признаков, Г. Мендель использовал в опытах 22 чистые линии садового гороха. Растения этих линий имели сильно выраженные отличия друг от друга: форма семян (круглые — морщинистые); окраска семян (желтые — зеленые); форма бобов (гладкие — морщинистые); расположение цветков на стебле (пазушные — верхушечные); высота растения (нормальные — карликовые).

Гибридологический метод. Чистые линии.

? 1. Почему Г. Мендель выбрал для исследования наследственности именно горох?
2. Что такое чистая линия?
3. Почему именно Г. Менделя считают основоположником генетики?

Г. Мендель родился в 1822 г. в крестьянской семье. Родители назвали его Иоганном. В 1843 г. он окончил гимназию и под именем Грегора был пострижен в монахи Августинского ордена. На деньги монастыря он учился в Венском университете, затем преподавал физику и биологию в школе. Параллельно с преподаванием он ставил опыты по гибридизации гороха. В 1868 г. Мендель стал настоятелем монастыря и перестал заниматься научной работой.

§ 39 Закономерности наследования. Моногибридное скрещивание

1. **Какие гены называются аллельными?**
2. **Что представляют собой гены с точки зрения биохимика?**

Моногибридное скрещивание. Мендель начал свои исследования закономерностей наследования с *моногибридного скрещивания*. Он выбрал две чистые линии растений гороха, которые отличались только по одному признаку: у одних окраска горошин была всегда желтая,

а у других — всегда зеленая (при условии самоопыления). Если пользоваться современной терминологией, то можно сказать, что клетки растений гороха одного сорта содержат по два гена, кодирующих только желтую окраску, а другого сорта — по два гена, кодирующих только зеленую окраску семян. Гены, ответственные за проявление одного признака (например, формы или цвета семян), получили название ***аллельных генов***. Если организм содержит два одинаковых аллельных гена (например, оба гена зеленого цвета семян или, наоборот, оба гена желтого цвета), то такие организмы называют ***гомозиготными***. Если же аллельные гены различны (например, если один из них определяет желтую окраску семян, а другой — зеленую), то такие организмы называют ***гетерозиготными***. Чистые линии образованы только гомозиготными растениями, поэтому при самоопылении они всегда воспроизводят один вариант проявления признака. В опытах Менделя, например, это был один из двух возможных цветов семян гороха — или всегда желтый, или всегда зеленый.

Правило единообразия гибридов первого поколения. Г. Мендель начал свои исследования со скрещивания растений гороха, исходно отличающихся только цветом горошин (желтым или зеленым). В первом поколении семена у всех растений оказались исключительно желтыми. Когда Г. Мендель повторил свои опыты по моногибридному скрещиванию, но использовал в них растения, отличающиеся друг от друга по другому признаку, по форме семян (гладкие или морщинистые), то все гибридные растения первого поколения имели гладкие семена. Проявляющиеся у гибридов признаки (желтизну или гладкость семян) Мендель назвал ***доминантными***, а подавляемые признаки (зеленый цвет или морщинистую форму семян) — ***рецессивными***. Доминантный признак принято обозначать прописными латинскими буквами (*A*, *B*, *C*), а рецессивные — строчными (*a*, *b*, *c*).

На основе полученных в своих экспериментах данных Г. Мендель сформулировал ***правило единообразия гибридов первого поколения***: *при скрещивании двух гомозиготных организмов, отличающихся друг от друга одним признаком, все гибриды первого поколения будут иметь признак одного из родителей, и поколение по данному признаку будет единообразным.*

Правило расщепления. Г. Мендель продолжил свои опыты, вырастив растения гороха из семян, полученных в первом поколении. Затем он скрестил эти растения и обнаружил, что у растений второго поколения большинство горошин, а именно $^3/_4$, были желтыми, а мень-

шая часть, а именно $^1/_4$, — зелеными. Конечно, Г. Мендель подсчитывал число желтых и зеленых горошин в потомстве от многих пар скрещиваемых растений гороха, чтобы добиться статистической надежности полученного результата.

Явление, при котором скрещивание приводит к образованию части потомства с доминантным, а части — с рецессивным признаком, получило название *расщепления*.

Затем Г. Мендель подтвердил характер расщепления в опытах с другими признаками растений гороха и обосновал ***правило расщепления***: *при скрещивании двух потомков (гибридов) первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление и снова появляются особи с рецессивными признаками; эти особи составляют $^1/_4$ часть от всего числа потомков второго поколения.*

Закон чистоты гамет. Для того чтобы объяснить, какие клеточные механизмы могут лежать в основе правила единообразия гибридов первого поколения и правила расщепления, Г. Мендель предположил, что в каждой клетке организма (в его опытах — растения гороха) находится по два «элемента наследственности», отвечающих за каждый определенный признак. В клетках гибридов первого поколения, хотя они имеют только желтые семена, все равно присутствуют оба «элемента», отвечающие и за желтый, и за зеленый цвета горошин: один — от материнского, а другой — от отцовского растения. Только один из них проявляет свой эффект (доминирует), а второй — нет. Откуда же во втором поколении появляются растения с зелеными горошинами? Связь между поколениями обеспечивается через половые клетки — гаметы. Значит, каждая гамета (в отличие от клеток тела или соматических клеток) содержит только один «элемент наследственности» из двух имеющихся в соматических клетках — желтого или зеленого цвета горошин. Таким образом Г. Мендель сформулировал ***закон чистоты гамет***: *при образовании гамет в каждую из них попадает только один из двух «элементов наследственности», отвечающих за данный признак.*

Из опытов Г. Менделя по моногибридному скрещиванию, помимо закона чистоты гамет, следует также, что гены передаются из поколения в поколение не меняясь. Иначе невозможно объяснить тот факт, что в первом поколении после скрещивания гомозигот с желтыми и зелеными горошинами все семена были желтые, а во втором поколении снова появились зеленые горошины. Следовательно, ген «зелено-

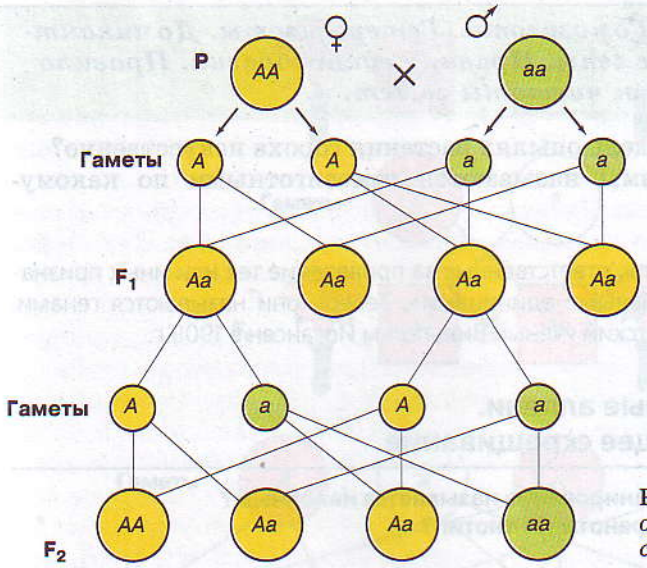


Рис. 57. *Цитологические основы моногибридного скрещивания*

го цвета горошин» не исчез и не превратился в ген «желтого цвета горошин», а просто не проявился в первом поколении, подавленный доминантным геном желтизны.

Цитологические основы закономерностей наследования при моногибридном скрещивании. Как можно схематически представить себе закономерности наследования признаков, открытые Г. Менделем, используя современные понятия?

Символ ♀ обозначает женскую особь, символ ♂ — мужскую, × — скрещивание, P — родительское поколение, F_1 — первое поколение потомков, F_2 — второе поколение потомков, *A* — ген, отвечающий за доминантный желтый цвет горошин, *a* — ген, отвечающий за рецессивный зеленый цвет семян гороха (рис. 57).

В результате мейоза в гаметах родительских особей будут присутствовать по одному гену, отвечающему за наследование цвета семян: в случае женской гаметы — *A*, в случае мужской — *a*. В первом поколении (F_1) соматические клетки будут гетерозиготными (*Aa*), поэтому половина гамет гибридов первого поколения будет содержать ген *A*, а другая половина — *a*. В результате случайных комбинаций гамет во втором поколении (F_2) возникнут следующие комбинации: *AA*, *Aa*, *aA*, *aa*. Растения с тремя первыми комбинациями генов будут иметь желтые семена, а с четвертой — зеленые.

Аллельные гены. Гомозиготы. Гетерозиготы. Доминантные и рецессивные гены. Правило единообразия. Правило расщепления. Закон чистоты гамет.

? 1. Почему Г. Мендель опылял растения гороха искусственно?
2. Какие организмы называются гомозиготными по какому-либо признаку?

Г. Мендель назвал элементы, ответственные за проявление тех или иных признаков у растений, «зародышевыми единицами». Теперь они называются генами. Этот термин предложил датский ученый Вильгельм Иогансен в 1909 г.

§ 40 Множественные аллели. Анализирующее скрещивание

1. Какое доминирование называется неполным?
2. Что такое фенотип? Генотип?

Множественный аллелизм. Только через много лет после классических исследований Г. Менделя стало ясно, что понятия «доминантный ген» и «рецессивный ген» являются относительными. У гена какого-либо признака могут быть и другие «состояния», которые нельзя назвать ни доминантными, ни рецессивными. Такое явление, когда в результате мутаций возникли не два, а три или более состояний какого-либо гена, называют ***множественным аллелизмом***.

Кодоминирование. В любой соматической клетке всегда содержатся только два аллельных гена — от отца и от матери. При множественном аллелизме «виды» этих генов у разных особей одной популяции будут различными — кому какие достанутся от родителей. Например, группа крови у человека определяется геном, который может быть представлен тремя аллелями — 0, A и B. При этом A и B — доминантные аллели, а 0 — рецессивная. Таким образом, человек может наследовать эти аллели в следующих комбинациях: 00 — первая группа крови, AA и $A0$ — вторая, BB и $B0$ — третья, AB (когда два доминантных гена определяют признак вместе, не подавляя друг друга) — четвертая группа крови. Такой вид взаимодействия аллельных генов, когда они вместе определяют какой-либо признак, получил название ***кодоминирования***.

Неполное доминирование. Иногда один аллельный ген не до конца подавляет действие второго. При этом возникают промежуточные

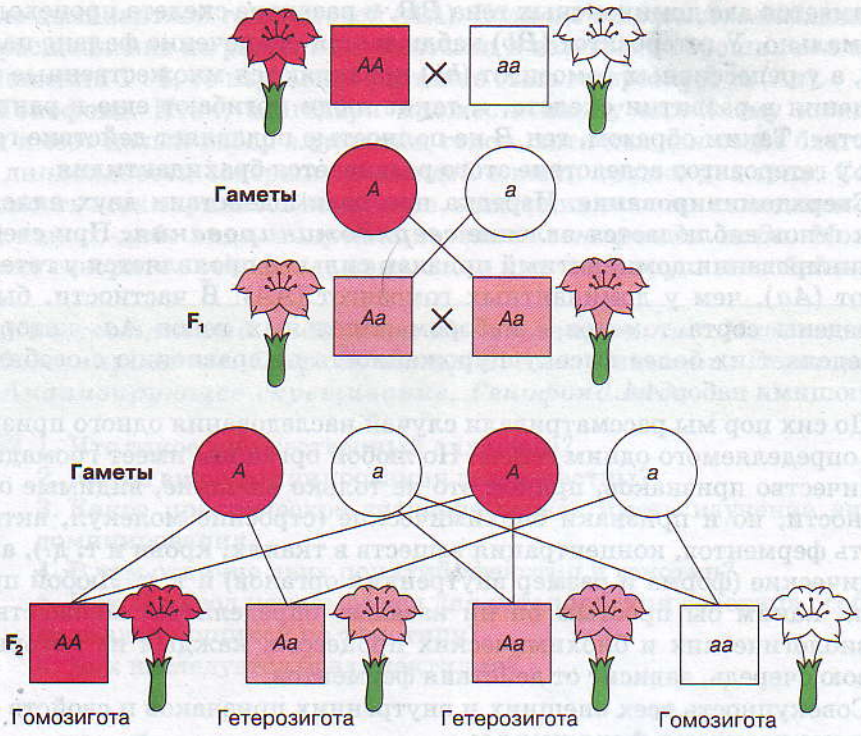


Рис. 58. *Схема наследования признака в случае неполного доминирования*

признаки, и признак у гомозиготной по доминантному гену особи будет не таким, как у гетерозиготной особи. Это явление получило название ***неполного доминирования***. Поясним его на примере.

При скрещивании растения ночной красавицы, имеющего пурпурные цветки (*AA*), с растением, имеющим белые цветки (*aa*), все растения — гибриды первого поколения будут иметь розовые цветки (рис. 58). При скрещивании двух особей ночной красавицы из первого поколения во втором поколении происходит расщепление, но не 3 : 1 (как при полном доминировании), а в другом соотношении — 1 : 2 : 1, т. е. $^1/_4$ растений с белыми цветками (*aa*), $^2/_4$ — с розовыми (*Aa*) и $^1/_4$ — с пурпурными (*AA*) (рис. 58).

Явление неполного доминирования встречается часто, например при наследовании цвета шерсти крупного рогатого скота, строения перьев птиц. Встречается это явление и у человека при наследовании *брахидактилии* — укорочения фаланг пальцев. У здорового челове-

ка имеется два доминантных гена *BB*, и развитие скелета происходит нормально. У гетерозигот (*Bb*) наблюдается укорочение фаланг пальцев, а у рецессивных гомозигот (*bb*) проявляются множественные нарушения в развитии скелета, и такие люди погибают еще в раннем детстве. Таким образом, ген *B* не полностью подавляет действие гена *b*, и у гетерозигот вследствие этого развивается брахидактилия.

Сверхдоминирование. Изредка при взаимодействии двух аллельных генов наблюдается явление ***сверхдоминирования***. При сверхдоминировании доминантный признак сильнее проявляется у гетерозигот (*Aa*), чем у доминантных гомозигот (*AA*). В частности, были выведены сорта томатов с набором аллельных генов *Aa*, который определяет их более высокую урожайность по сравнению с особями, имеющими набор *AA*.

До сих пор мы рассматривали случай наследования одного признака, определяемого одним геном. Но любой организм имеет громадное количество признаков, причем это не только внешние, видимые особенности, но и признаки биохимические (строение молекул, активность ферментов, концентрация веществ в тканях, крови и т. д.), анатомические (форма и размер внутренних органов) и т. п. Любой признак, каким бы простым он ни казался, определяется множеством физиологических и биохимических процессов, каждый из которых, в свою очередь, зависит от действия ферментов.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма называют ***фенотипом***.

Совокупность всех генов организма называют ***генотипом***.

Фенотипические признаки, определяемые теми или иными генами, в различных условиях существования проявляются по-разному.

По фенотипу не всегда можно определить, какие гены содержит данная особь. Например, у растения гороха, имеющего желтые семена, генотип может быть как *AA*, так и *Aa*. А вот рецессивный признак — зеленый цвет семян — проявляется только у гомозиготных растений с генотипом *aa*. Иными словами, всегда можно определить генотип особи с рецессивным признаком.

Анализирующее скрещивание. Для установления генотипа особей, которые не различаются по фенотипу, используют так называемое ***анализирующее скрещивание***. При этом особь, генотип которой нужно установить, скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивному гену (*aa*). Например, для того чтобы выяснить, какие из растений гороха с желтыми семенами имеют генотип *AA*, а какие — *Aa*, их следует скрестить с растением с зелеными семенами (*aa*). Если потомство будет иметь только желтые горошины, значит, исследуемое растение

было доминантной гомозиготой (*АА*). Если же в потомстве наблюдается расщепление на растения с желтыми и зелеными горошинами в соотношении 1 : 1, то изучаемое растение было гетерозиготно (*Аа*).

Генофонд. Итак, благодаря множественному аллелизму каждый вид имеет целый набор аллельных генов, хотя каждая особь благодаря диплоидности содержит в каждой аллели только два гена. Совокупность всех вариантов всех генов, входящих в состав генотипов особей какого-либо вида, получила название ***генофонда вида***. Можно также говорить о генофонде популяции или иной группы особей вида.

Множественный аллелизм. Кодоминирование. Неполное доминирование. Сверхдоминирование. Фенотип. Генотип. Анализирующее скрещивание. Генофонд вида.

1. Что такое множественный аллелизм?
2. Какие виды доминирования вам известны?
3. Какое практическое значение может иметь изучение видов доминирования?
4. В чем отличие двух понятий: фенотип и генотип?
5. Какой метод используется для установления генотипа особей, не различающихся по фенотипу?
6. Как наследуется брахидактилия?

§ 41 Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков

1. **Какое скрещивание называется моногибридным?**
2. **Сильно ли различается набор генов в клетках корня и клетках листа одной и той же особи клена?**

Дигибридное скрещивание. В природе не встречаются две абсолютно одинаковые особи какого-либо вида живых существ — все организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Исключение могут представлять растения, развивающиеся в результате самоопыления (например, пшеница, горох, кортофель и другие), а также однояйцевые близнецы животных и человека, хотя говорить об абсолютной схожести таких особей также нельзя.

Скрещивание особей, у которых учитывают отличия друг от друга по двум признакам, называется *дигибридным*, если по трем — то *тригибридным* и т. д. В общем случае скрещивание особей, отличающихся по многим признакам, называется *полигибридным*.

Закон независимого наследования признаков. Г. Мендель приступил к изучению результатов дигибридного скрещивания после того, как установил закономерности моногибридного скрещивания. Для этого он исследовал характер расщепления при скрещивании двух чистых линий гороха, различающихся по двум признакам: цвету семян (желтые или зеленые) и их форме (гладкие или морщинистые). При таком скрещивании признаки определяются различными парами генов: одна пара генов отвечает за цвет семян, другая — за их форму. При этом желтая окраска горошин (*A*) доминирует над зеленой (*a*), а их гладкая форма (*B*) — над морщинистой (*b*).

По закону единообразия гибридов первого поколения семена гороха в поколении F_1 были желтыми и гладкими. Для того чтобы было легче понять, как будет проходить комбинация признаков при скрещивании двух гибридов из первого поколения, американский исследователь Реджинальд Пеннет предложил заносить результаты опыта в таблицу, которую назвали ***решеткой Пеннета*** (рис. 59). В результате слияния четырех видов гамет, возникающих у растений из F_1 (*AB*, *Ab*, *aB*, *ab*), во втором поколении (F_2) возникает 9 различных генотипов. Но эти девять генотипов проявляются в виде четырех фенотипов: желтые — гладкие, желтые — морщинистые, зеленые — гладкие и зеленые — морщинистые, причем соотношение фенотипов будет 9 : 3 : 3 : 1. Если же подсчитать, каким будет соотношение между желтыми и зелеными горошинами, то оно будет равняться 3 : 1. Такое же соотношение будет и между гладкими и морщинистыми семенами. То есть выполняется правило расщепления. Отсюда следует, что *при дигибридном скрещивании гены и признаки, за которые эти гены отвечают, наследуются независимо друг от друга*. Этот факт получил название ***закона независимого наследования признаков***. Закон справедлив в тех случаях, когда гены рассматриваемых признаков располагаются в разных негомологичных хромосомах.

Решетка Пеннета. Закон независимого наследования признаков.

? 1. Какое скрещивание называется дигибридным?
2. В чем сущность закона независимого наследования признаков?
3. В каком случае закон независимого наследования признаков несправедлив?
4. Сколько фенотипов гороха наблюдал Г. Мендель во втором поколении при дигибридном скрещивании гороха?

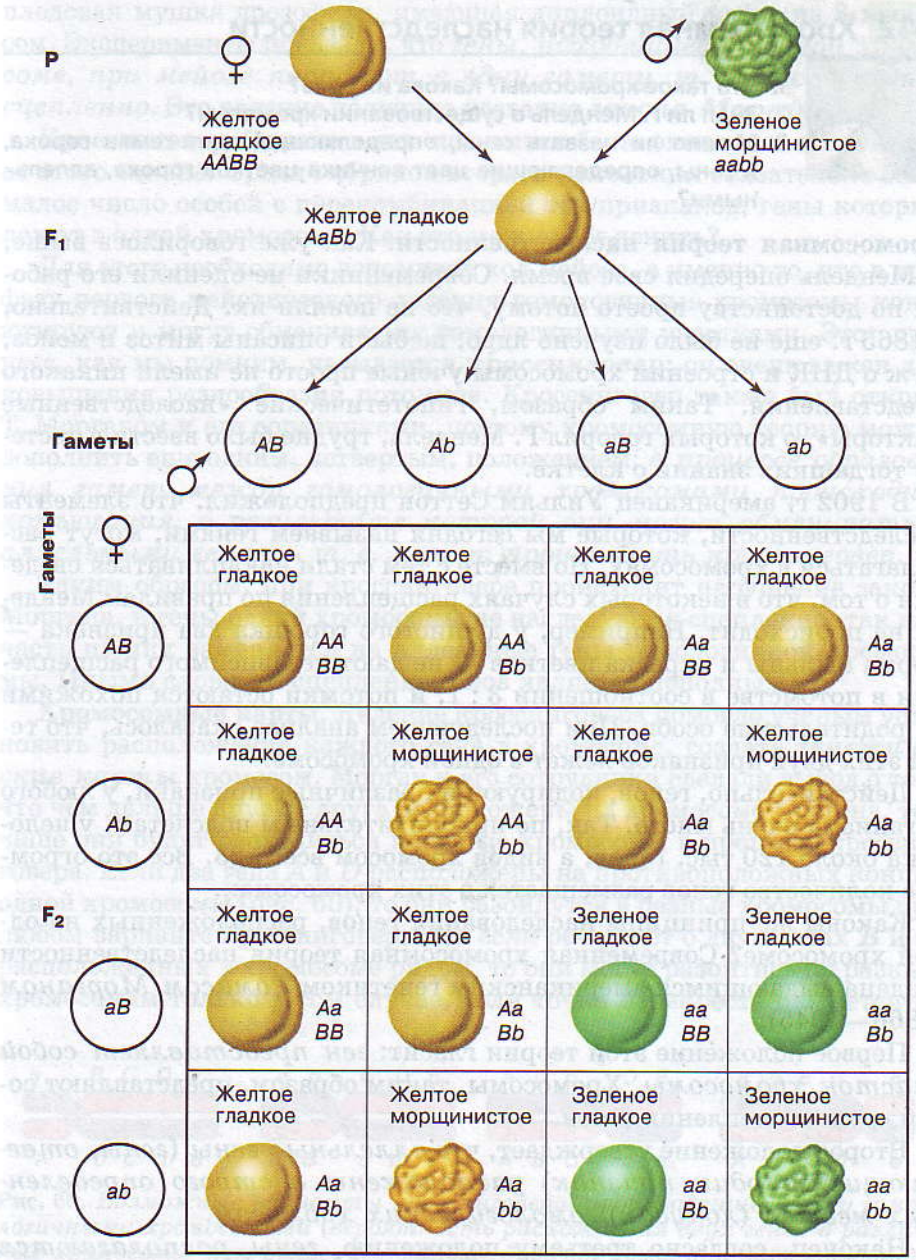


Рис. 59. *Схема наследования признаков при дигибридном скрещивании*

§ 42 Хромосомная теория наследственности

1. Что такое хромосомы? Какова их роль?
2. Знал ли Г. Мендель о существовании хромосом?
3. Можно ли назвать гены, определяющие цвет семян гороха, и гены, определяющие цвет венчика цветков гороха, аллельными?

Хромосомная теория наследственности. Как уже говорилось выше, Г. Мендель опередил свое время. Современники не оценили его работы по достоинству просто потому, что не поняли их. Действительно, в 1865 г. еще не было изучено ядро, не были описаны митоз и мейоз, а уж о ДНК и строении хромосомы ученые просто не имели никакого представления. Таким образом, гипотетические «наследственные факторы», о которых говорил Г. Мендель, трудно было ввести в систему тогдашних знаний о клетке.

В 1902 г. американец Уильям Сеттон предположил, что элементы наследственности, которые мы сегодня называем генами, могут располагаться в хромосомах. Но вместе с тем стали накапливаться сведения о том, что в некоторых случаях расщепления по правилам Менделя не происходит. Например, у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков — не дают независимого расщепления в потомстве в соотношении 3 : 1, и потомки остаются похожими на родительские особи. При последующем анализе оказалось, что гены этих двух признаков лежат в одной хромосоме.

Действительно, генов, кодирующих различные признаки, у любого организма очень много. Так, по приблизительным подсчетам, у человека около 120 тыс. генов, а видов хромосом всего 23. Все это огромное количество генов размещается в этих хромосомах.

Каковы же принципы наследования генов, расположенных на одной хромосоме? Современная хромосомная теория наследственности создана выдающимся американским генетиком *Томасом Морганом* (1866—1945).

Первое положение этой теории гласит: *ген представляет собой участок хромосомы*. Хромосомы, таким образом, представляют собой группы сцепления генов.

Второе положение утверждает, что *аллельные гены (гены, отвечающие за один признак) расположены в строго определенных местах (локусах) гомологических хромосом.*

Наконец, согласно третьему положению, *гены располагаются в хромосомах линейно, т. е. друг за другом.*

Основным объектом, с которым работали Морган и его ученики, была плодовая мушка дрозофила, имеющая диплоидный набор из 8 хромосом. Эксперименты показали, что *гены, находящиеся в одной хромосоме, при мейозе попадают в одну гамету, т. е. наследуются сцепленно*. Это явление получило название ***закона Моргана***.

Кроссинговер. Однако в тех же опытах было описано и отклонение от этого закона. Среди гибридов второго поколения обязательно было малое число особей с перекомбинацией тех признаков, гены которых лежат в одной хромосоме. Как это можно объяснить?

Для этого необходимо вспомнить ход мейоза, а именно то, что в профазу первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют и могут обмениваться гомологичными участками. Этот процесс, как мы помним, называется ***кроссинговер***; он очень важен для повышения разнообразия потомков. Кроссинговер также был открыт Т. Морганом и его соратниками, поэтому хромосомную теорию можно дополнить еще одним, четвертым, положением: *в процессе образования гамет между гомологичными хромосомами происходит конъюгация, в результате которой они могут обмениваться аллельными генами, т. е. может происходить кроссинговер*.

Таким образом, при кроссинговере происходит нарушение закона Моргана, и гены одной хромосомы не наследуются сцепленно, так как часть из них заменяется на аллельные гены гомологичной хромосомы. Иными словами, сцепление генов является неполным.

Хромосомные карты. Явление кроссинговера помогло ученым установить расположение каждого гена в хромосоме, создать ***генетические карты*** хромосом. Морган и его сотрудники сделали вывод о том, что чем дальше друг от друга расположены на хромосоме два гена, тем чаще они будут расходиться в разные хромосомы в процессе кроссинговера. Если два гена *A* и *D* расположены на противоположных концах одной хромосомы (рис. 60), то они разойдутся в разные хромосомы при любом варианте кроссинговера. Но если речь идет о двух генах *B* и *C*, расположенных в хромосоме рядом, то они могут разойтись по разным хромосомам только в том случае, если точка перекреста окажется на

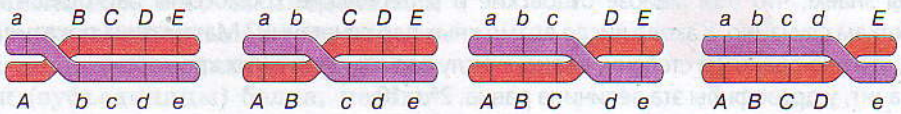


Рис. 60. *Возможные варианты кроссинговера, происходящие между гомологичными хромосомами (вероятность расхождения двух генов в различные хромосомы тем выше, чем дальше друг от друга они расположены)*

одном-единственном участке между этими двумя генами. Вероятность такого события не очень велика. Таким образом, вероятность расхождения двух генов по разным хромосомам в процессе кроссинговера зависит от расстояния между ними в хромосоме. Следовательно, подсчитав частоту кроссинговера между какими-либо двумя генами одной хромосомы, отвечающими за различные признаки, можно точно определить расстояние между этими генами, а значит, и начать построение генетической карты, которая представляет собой схему взаимного расположения генов, составляющих одну хромосому.

Хромосомная теория наследственности. Закон Моргана. Кроссинговер. Генетические карты.

1. Что представляет собой ген?
2. В каких случаях справедливо правило независимого наследования признаков?

«Прыгающие» гены. К настоящему времени при помощи подсчета кроссинговеров и других, более современных методов построены генетические карты хромосом многих видов живых существ: гороха, томата, дрозофилы, мыши. Кроме того, успешно продолжается работа по составлению генетических карт хромосом человека, что может помочь в борьбе с различными неизлечимыми пока болезнями. Однако оказалось, что в состав хромосом входят участки, которые могут менять свое месторасположение на хромосоме или даже переходить в состав другой хромосомы! Такие участки назвали *«прыгающими» генами*. На самом деле они генами не являются, так как не несут информации о строении белков. Они могут встраиваться в обычные гены, нарушая их работу, т. е. приводя к мутациям. Возможно, «прыгающие» гены — это участки ДНК вирусов, которые «научились» встраиваться в ДНК клеток хозяйского организма.

Дрозофилы вместо кроликов. Т. Морган хотел вначале ставить опыты не на дрозофиле, а на кроликах. Но отцы-попечители его университета сочли кроликов дорогим объектом, и ему пришлось работать с дрозофилами. Остается их поблагодарить за скупость. Займись Т. Морган кроликами, он бы утонул в миллионах генетических рекомбинаций и группы сцепления были бы открыты позже.

Мы знаем, что при мейозе отцовские и материнские хромосомы расходятся по клеткам случайно. Каково число возможных пар сочетаний? Математика показывает, что оно равно 2 в степени, равной числу пар гомологичных хромосом.

Значит, у дрозофилы эта величина равна: $2^4 = 16$.

А у человека, где 23 пары хромосом: $2^{23} = 8\,388\,608$.

Если мы еще учтем кроссинговер, станет ясно, что фактически каждый человек на Земле представлен одним экземпляром, он единственное и неповторимое событие.

§ 43 Взаимодействие неаллельных генов

1. Сколько хромосом содержится в клетках тела человека?
2. Можно ли утверждать, что в клетках различных видов растений обычно гораздо меньше хромосом, чем в клетках различных видов животных?
3. Правда ли, что в клетках человека больше хромосом, чем в клетках других видов животных?

Взаимодействие неаллельных генов. При знакомстве с правилами наследования различных признаков на примере гороха создается впечатление, что каждый ген в генотипе действует сам по себе, независимо от других неаллельных ему генов. На самом деле любой организм представляет собой сложную скоординированную систему, в которой все процессы взаимосвязаны. Связь процессов друг с другом в организме в значительной мере определяется взаимодействием генов между собой. Такие взаимодействия, не все виды из которых мы сейчас знаем и понимаем, делают генотип каждой особи единой целостной системой.

Известно несколько различных видов взаимодействия неаллельных генов.

Дополнительное (комплементарное) взаимодействие. Некоторые признаки развиваются только в результате взаимодействия нескольких неаллельных генов. Например, при скрещивании двух чистых линий душистого горошка, имеющих белые цветки, у гибридов первого поколения все цветки будут иметь пурпурную окраску (рис. 61). Оказывается, доминантные гены *A* и *B* каждый в отдельности не могут обеспечить синтез красного пигмента антоциана для окраски цветка. И только при наличии двух этих генов в одной клетке там начинает синтезироваться антоциан, и цветки окрашиваются в пурпурный цвет.

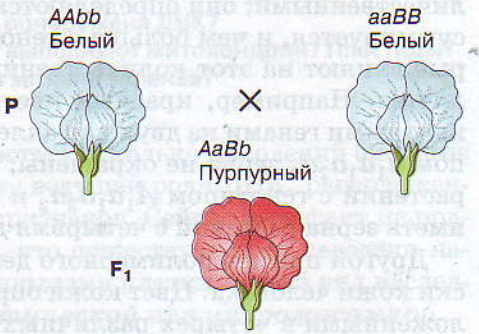


Рис. 61. *Схема наследования признака при комплементарном взаимодействии генов*

Другой возможный механизм дополнительного взаимодействия может заключаться в том, что ген *A* кодирует структуру одной части (субъединицы) белка, необходимого для проявления какого-либо признака, а ген *B* — структуру другой субъединицы этого

же белка. И только при наличии генов A и B, вместе взятых, синтезируется полноценный белок с четвертичной структурой, способной обеспечить проявление данного признака.

Итак, дополнительным называют такой вид взаимодействия генов, когда для проявления признака необходимо присутствие неаллельных генов A и B. Эти гены называют *дополнительными* или *комплементарными*.

Эпистаз. Взаимодействие генов, при котором один из них подавляет проявление другого, неаллельного ему, называют эпистазом. Эпистаз противоположен комплементарному взаимодействию. Гены, которые подавляют действие других генов, называются *генами-ингибиторами*. Такие гены бывают и доминантными, и рецессивными, поэтому различают *доминантный* и *рецессивный эпистаз*.

Приведем пример. Доминантный ген W определяет у тыквы белую окраску, а рецессивный ген w — окрашенные плоды. В другой аллели доминантный ген Y определяет желтую окраску, а рецессивный ген y — зеленую окраску плода. При скрещивании тыкв с белыми ($WWYY$) и зелеными ($wwyy$) плодами все гибриды первого поколения будут иметь белые плоды ($WwYy$), так как ген W подавляет действие гена Y.

У человека встречаются тяжелые генетические заболевания, связанные с отсутствием в организме какого-либо фермента. Иногда такие болезни связаны с эпистазом, при котором вещества, возникающие при деятельности гена-ингибитора, препятствуют образованию жизненно важных ферментов, закодированных в другом гене.

Полимерное действие генов. Многие признаки в организме могут быть выражены слабее или сильнее — рост, вес, плодовитость, интенсивность окраски, урожайность и т. п. Такие признаки называют количественными; они определяются несколькими генами. Действие их суммируется, и чем больше в генотипе доминантных пар генов, которые влияют на этот количественный признак, тем сильнее он проявляется. Например, красный цвет зерна пшеницы обусловлен доминантными генами из двух пар аллелей — A_1 и A_2. У растений с генотипом $a_1a_1a_2a_2$ зерна не окрашены; очень слабую окраску имеют зерна растений с генотипом $A_1a_1a_2a_2$ и $a_1a_1A_2a_2$. Самый яркий цвет будут иметь зерна растений с четырьмя доминантными генами: $A_1A_1A_2A_2$.

Другой пример полимерного действия генов — наследование окраски кожи человека. Цвет кожи определяется четырьмя генами, расположенными в четырех различных хромосомах. Эти гены отвечают за синтез темного пигмента кожи — меланина. У европейцев чаще всего встречается набор генов $a_1a_1a_2a_2a_3a_3a_4a_4$, а у самых темных африканцев — $A_1A_1A_2A_2A_3A_3A_4A_4$. Судите сами, какое большое разнообразие

наборов этих генов, а следовательно, и окраски кожи может возникать при различных смешанных браках.

Плейотропность. Зависимость нескольких признаков от одного гена получила название плейотропности. Это явление было обнаружено еще Менделем, заметившим, что у растений гороха с красными цветками стебли всегда темнее, чем у особей с белыми цветками.

Дополнительное взаимодействие. Эпистаз. Полимерное действие гена. Плейотропность.

1. Какие виды взаимодействия неаллельных генов вы знаете?
2. Что такое комплементарное действие генов?
3. Сколькими генами определяется цвет кожи человека?

У человека мутация в одном определенном гене приводит к развитию так называемого *синдрома Марфана*. У таких людей очень длинные и тонкие («паучьи») пальцы, вывих хрусталика глаза, пороки клапанов сердца, нарушения деятельности сосудов. Дело в том, что этот ген контролирует развитие соединительной ткани и его мутация отрицательно сказывается на работе сразу многих систем организма человека. Механизм множественного (плейотропного) действия гена заключается в том, что белок, кодируемый этим геном, может в большей или меньшей степени участвовать в различных, мало связанных между собой процессах жизнедеятельности. Типичным представителем людей, страдающих синдромом Марфана, был великий композитор и скрипач Н. Паганини.

§ 44 Цитоплазматическая наследственность

1. **Только ли в ядре клетки обнаружена ДНК?**
2. **Какие функции в клетке выполняют митохондрии? Пластиды?**
3. **К какому типу относится эвглена зеленая?**

Цитоплазматическая наследственность. Несколько поколений биологов посвятили свои труды доказательству ведущей роли ДНК, расположенной в ядре клетки, в наследовании признаков. Сейчас этот факт не подлежит сомнению, однако оказалось, что существует путь передачи наследственной информации через цитоплазму клетки. Такой вид наследственности называют ***цитоплазматической*** или ***нехромосомной***.

Показано, что собственную ДНК содержат митохондрии, пластиды и клеточный центр. Благодаря этому они способны к самовоспроизведению. Если клетка эвглены зеленой утрачивает пластиды, она не мо-

жет снова их образовать, несмотря на сохранившееся ядро. Обычно в клетке эвглены находятся около 100 хлоропластов. Однако, как вы знаете, в темноте эвглена переходит к гетеротрофному питанию, и ее пластиды не размножаются, хотя сама эвглена продолжает делиться. Через несколько поколений, в условиях нехватки света, появляются особи, которым «не хватило» хлоропластов. У потомков этой эвглены никогда не будет этих органоидов.

Характерная черта цитоплазматической наследственности — это *наследование по линии матери*. Действительно, и пластид, и митохондрий в яйцеклетке может быть много, а вот в мужских гаметах этих органоидов обычно нет, так как эти клетки практически лишены цитоплазмы. В сперматозоидах присутствуют митохондрии, но они все равно не проникают в яйцеклетку, так как при слиянии гамет в яйцеклетку попадает только ядро сперматозоида, содержащее генетический материал. Таким образом, все митохондрии и пластиды зиготы достаются ей в наследство только от материнского организма.

Взаимодействие хромосомной и нехромосомной наследственности. Показано, что хромосомная и нехромосомная наследственность могут взаимодействовать, приводя к сложным случаям наследования. Например, большинство белков митохондрий закодировано в ядерных генах и наследуется по правилам Менделя, а оставшиеся белки кодируются в ДНК самих митохондрий, которые передаются только по материнской линии. В митохондриях обнаружены гены ферментов клеточного дыхания, а также гены, обусловливающие устойчивость к некоторым неблагоприятным воздействиям.

В цитоплазме бактерий имеются плазмиды — кольцевые фрагменты ДНК, располагающиеся отдельно от основной молекулы ДНК бактериальной клетки. В клетках некоторых эукариот, например дрожжей, также обнаруживаются молекулы ДНК, которые могут обеспечивать устойчивость дрожжей к токсическим веществам. Все это примеры цитоплазматической наследственности.

Цитоплазматическая наследственность.

? 1. Какая наследственность называется цитоплазматической? Какое значение она может иметь?

2. Митохондрии наследуются по линии отцовского или материнского организма?

3. Сколько хромосом расположено в бактериальной клетке?

4. Взаимосвязаны ли между собой хромосомная и нехромосомная наследственность?

§ 45 Генетическое определение пола

1. Какие хромосомы называются половыми?
2. Какие организмы называются гермафродитами?
3. Какие болезни называются наследственными?

Теория наследования пола. Подавляющее большинство видов животных представлено особями двух полов — мужского и женского. Расщепление по половой принадлежности происходит в соотношении 1 : 1. Иными словами, у всех видов численность самцов и самок приблизительно одинакова. Еще Г. Мендель обратил внимание на то, что такое расщепление в потомстве по какому-либо признаку наблюдается в тех случаях, когда одна из родительских особей была гетерозиготой (*Aa*) по этому признаку, а вторая — рецессивной гомозиготой (*aa*). Было сделано предположение, что один из полов (тогда было неясно, какой именно) гетерозиготен, а второй гомозиготен по гену, который определяет пол организма.

Современная теория наследования пола была разработана *Т. Морганом* и его сотрудниками в начале XX в. Им удалось установить, что самцы и самки различаются по набору хромосом.

У мужских и женских организмов все пары хромосом, кроме одной, одинаковы и называются ***аутосомами***, а одна пара хромосом, называемых ***половыми***, — у самцов и самок различается. Например, и у самцов, и у самок дрозофил в каждой клетке по три пары аутосом, а вот половые хромосомы различаются: у самок — по две *X*-хромосомы, а у самцов *X* и *Y* (рис. 62). Пол будущей особи определяется во время оплодотворения. Если сперматозоид содержит *X*-хро-

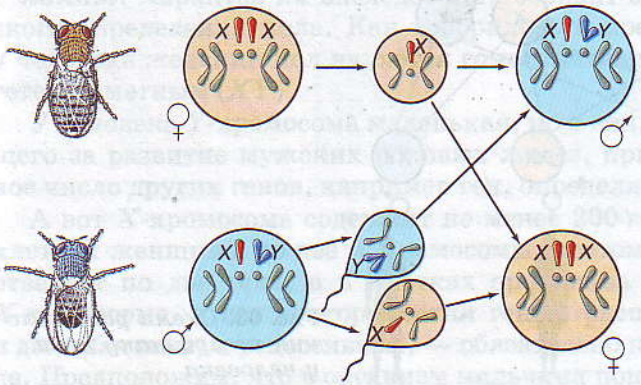


Рис. 62. *Схема расщепления по признаку пола у дрозофилы*

мосому, то из оплодотворенной яйцеклетки разовьется самка (*XX*), а если в сперматозоиде содержалась половая *Y*-хромосома — то самец (*XY*).

Так как у самок дрозофил образуются только яйцеклетки, содержащие половые *X*-хромосомы, то женский пол у дрозофил называют ***гомогаметным***. У самцов дрозофил образуются в равном соотношении сперматозоиды либо с *X*-, либо *Y*-половыми хромосомами. Поэтому мужской пол у дрозофил называется ***гетерогаметным***.

У многих видов живых существ, например у ракообразных, земноводных, рыб, большинства млекопитающих (в том числе и человека), женский пол гомогаметный (*XX*), а мужской — гетерогаметный (*XY*).

Наследование пола у человека можно представить в виде схемы (рис. 63). Очевидно, что соотношение полов при таком скрещивании теоретически всегда будет 1 : 1.

У людей *Y*-хромосома, определяющая мужской пол, передается от отца к сыну в момент оплодотворения. Таким образом, пол младенца зависит только от того, какая из половых хромосом попала в зиготу от отца. В *Y*-хромосоме человека находятся гены белков, необходимых

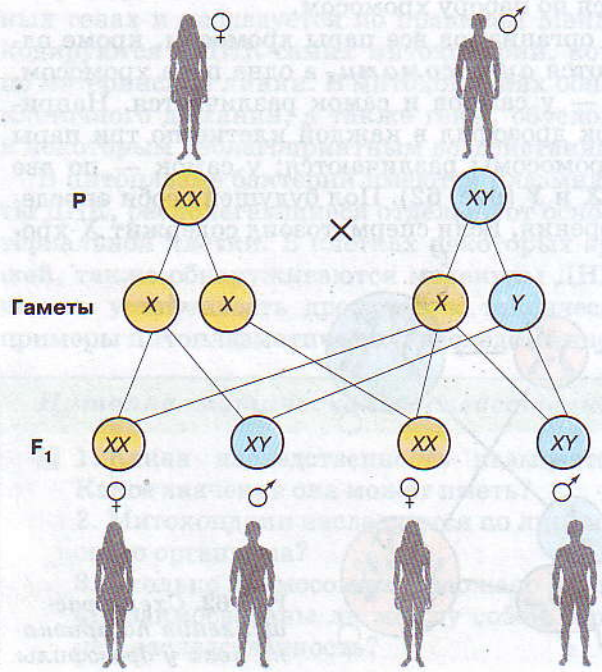


Рис. 63. *Схема расщепления по признаку пола у человека*

для нормального развития мужских половых желез. Эти железы очень быстро начинают выделять мужские половые гормоны, определяющие формирование всей половой системы мужчины. Если же в оплодотворении участвовал сперматозоид с *X*-хромосомой, то в клетках развивающегося зародыша *Y*-хромосома отсутствует, значит, нет и кодируемых ей «мужских» белков. Поэтому в зародыше девочки развиваются яичники и женские половые пути.

Итак, у дрозофилы и человека женский пол является гомогаметным, и общая схема наследования пола у двух этих видов одинакова. У некоторых видов живых существ хромосомное определение пола совсем другое. Например, у птиц и рептилий — гомогаметны самцы (*XX*), а самки — гетерогаметны (*XY*). У некоторых насекомых у самцов в хромосомном наборе лишь одна половая хромосома (*X*0), а самки — гомогаметны (*XX*).

У пчел и муравьев половых хромосом нет, и самки имеют в клетках тела диплоидный набор хромосом, а самцы, развивающиеся партеногенетически (из неоплодотворенных яйцеклеток), — гаплоидный набор хромосом. Естественно, что в этом случае развитие сперматозоидов у самцов идет без мейоза, так как уменьшить число хромосом менее гаплоидного набора невозможно.

У крокодилов половые хромосомы не обнаружены. Пол зародыша, развивающегося в яйце, зависит от температуры окружающей среды: при высоких температурах развивается больше самок, а в том случае, если прохладно, — больше самцов.

Наследование признаков, сцепленных с полом. В половых хромосомах расположен целый ряд генов, которые никак не связаны с признаками, имеющими отношение к полу. Признаки, гены которых расположены в половых хромосомах, получили название ***сцепленных с полом***. Характер их наследования зависит от принципа генетического определения пола. Как говорилось в предыдущем параграфе, у человека женский пол является гомогаметным (*XX*), а мужской — гетерогаметным (*XY*).

У человека *Y*-хромосома маленькая, но в ней, кроме гена, отвечающего за развитие мужских половых желез, присутствует значительное число других генов, например ген, определяющий размер зубов.

А вот *X*-хромосома содержит не менее 200 генов. В соматических клетках женщины по две *X*-хромосомы, поэтому за каждый признак отвечает по два гена, а в клетках организма мужчины всего одна *X*-хромосома, и все полторы сотни генов, расположенных в ней, — и доминантные, и рецессивные, — обязательно проявляются в фенотипе. Предположим, что в организм мальчика попала от матери «брако-

ванная» *X*-хромосома с каким-нибудь мутантным геном, приводящим к развитию болезни. Так как второй *X*-хромосомы в его клетках нет (есть только *Y*-хромосома), то болезнь обязательно проявится. Если же такая *X*-хромосома с мутантным геном попала в яйцеклетку, из которой разовьется девочка, то она не заболеет, так как получит от отца нормальную *X*-хромосому с геном, который подавит действие мутантного. По описанной схеме у человека наследуется *гемофилия* — заболевание, при котором в организме не хватает одного из веществ, необходимого для свертывания крови. При гемофилии человек может истечь кровью даже при небольшом порезе или ушибе.

Эта болезнь может передаваться мальчику от здоровой матери в том случае, если она является носительницей патологического гена в одной из *X*-хромосом, а парный ему аллельный ген второй *X*-хромосомы — нормальный (рис. 64). В этом случае вероятность рождения больного мальчика составляет 50%. Девочки болеют гемофилией чрезвычайно редко, так как для этого здоровая женщина — носительница гена гемофилии должна родить девочку от мужчины-гемофилика, и даже в этом случае вероятность того, что дочь будет больна гемофилией, составит 50%.

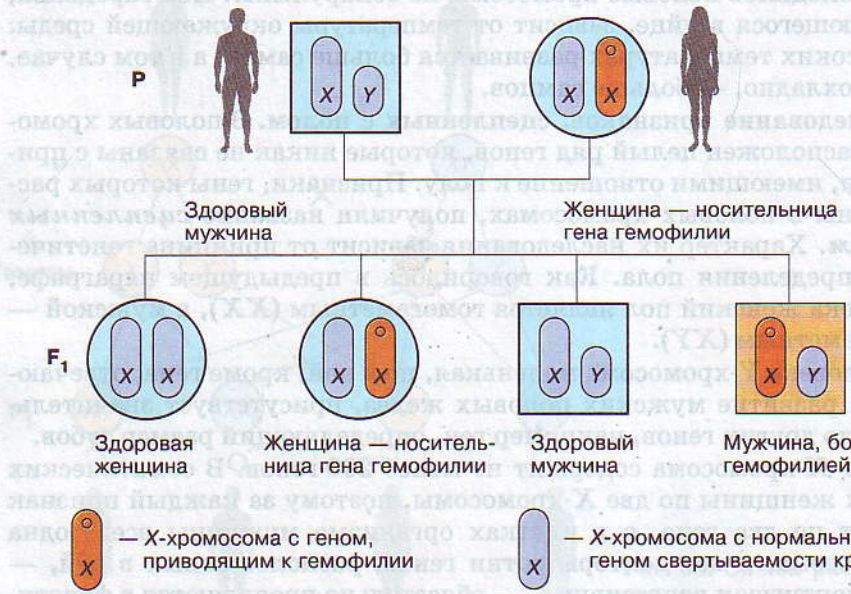


Рис. 64. *Схема наследования гемофилии*

Точно так же, как гемофилия, наследуется *дальтонизм* — врожденное неразличение красного и зеленого цветов, которое, впрочем, не опасно для жизни.

Признаки, сцепленные с полом. Аутосомы. Половые хромосомы. Гомогаметный пол. Гетерогаметный пол.

1. Какие типы хромосом вам известны?
2. Что такое гомогаметный и гетерогаметный пол?
3. Как наследуется пол у млекопитающих?
4. Какие другие варианты хромосомного и нехромосомного определения пола у живых организмов вам известны? Приведите конкретные примеры.
5. Мужской или женский пол у человека является гетерогаметным?
6. Имеются ли различия по числу хромосом между маткой и рабочими особями медоносной пчелы?

Мужской пол часто называют сильным. Однако с точки зрения генетики это не так. Мужской организм менее устойчив ко многим неблагоприятным воздействиям: инфекциям, кровопотере, стрессу и т. д. В связи с этим отношение полов 1 : 1 в популяциях людей нарушено: на 100 девочек рождается 106 мальчиков. Механизм этого явления пока неясен. К 18 годам соотношение становится нормальным — 1 : 1, к 50 годам на 100 женщин остается 85 мужчин, а к 80 годам — только 50!

§ 46 Изменчивость

1. Что такое наследственность?
2. Что такое изменчивость?

Виды изменчивости. Всеобщее свойство живых организмов приобретать отличия от особей как других видов, так и своего вида называют ***изменчивостью***. Конечно, однояйцевые близнецы очень похожи, но всегда есть хотя бы одна родинка, которая их отличает. А если, к примеру, один из близнецов увлекается культуризмом, а другой — шахматами, то различия в их фенотипе будут выражены очень заметно.

Различают два вида изменчивости: *модификационную* (фенотипическую) и *наследственную* (генотипическую).

Модификационная изменчивость. Все признаки живого организма определяются комбинацией генов, составляющих генотип этого организма. Однако гены постоянно испытывают воздействия со стороны внешней среды, и степень проявления действия генов может быть различной.

Если путем вегетативного размножения получить несколько кустов, например, крыжовника из одного, «родительского» куста, то генотипы новых кустов будут абсолютно одинаковы. Однако фенотипы их обязательно будут отличаться. Эти различия в числе и размере листьев, длине стеблей и т. п. будут вызваны различной степенью воздействия факторов внешней среды: влажности, освещенности, качества почвы.

Такие изменения признаков организма, которые не затрагивают его гены и не могут передаваться следующим поколениям, называются модификационными, а этот вид изменчивости — ***модификационной***. Чаще всего модификациям подвержены количественные признаки — рост, вес, плодовитость и т. п.

Рис. 65. *Различная форма надводных и подводных листьев стрелолиста*

Классическим примером модификационной изменчивости может служить изменчивость формы листьев у растения стрелолиста, укореняющегося под водой. У одной особи стрелолиста бывают три вида листьев (рис. 65), в зависимости от того, где лист развивается: под водой, на поверхности или на воздухе. Эти различия в форме листьев определяются степенью их освещенности, а набор генов в клетках каждого листа одинаков.

Для различных признаков и свойств организма характерна большая или меньшая зависимость от условий окружающей среды. Например, у человека цвет радужки и группа крови определяются только соответствующими генами, и условия жизни на эти признаки влиять не могут. А вот рост, вес, физическая выносливость сильно

зависят от внешних условий, например от качества питания, физической нагрузки и др. Пределы модификационной изменчивости какого-либо признака называют ***нормой реакции***. Норма реакции обусловлена генетически и наследуется.

Изменчивость признака иногда бывает очень большой, но она не может выходить за пределы нормы реакции. У одних признаков норма реакции очень широка (например, настриг шерсти с овец, молочность коров), а другие признаки характеризуются узкой нормой реакции (окрас шерсти у кроликов).

Из сказанного выше следует очень важный вывод. *Наследуется не сам признак, а способность проявлять этот признак в определенных условиях*, иными словами, *наследуется норма реакции организма на внешние условия*.

Итак, можно перечислить следующие основные характеристики модификационной изменчивости:

— модификационные изменения не передаются потомкам;

— модификационные изменения возникают у многих особей вида и зависят от воздействия окружающей среды;

— модификационные изменения возможны только в пределах нормы реакции, т. е. в конечном счете они определяются генотипом.

Наследственная изменчивость. Наследственная изменчивость обусловлена изменениями в генетическом материале и является основой разнообразия живых организмов, а также главной причиной эволюционного процесса, так как она поставляет материал для естественного отбора.

Наследственная изменчивость проявляется в двух формах — *комбинативной* и *мутационной*.

В основе ***комбинативной*** изменчивости лежит половой процесс, в результате которого возникает огромный набор разнообразных генотипов.

В клетках каждого человека содержится 23 материнских и 23 отцовских хромосомы. При образовании гамет в каждую из них попадут лишь 23 хромосомы, и сколько из них будет от отца и сколько от матери — дело случая. В этом и кроется первый источник комбинативной изменчивости.

Вторая ее причина — кроссинговер. Мало того что каждая наша клетка несет хромосомы дедушек и бабушек, определенная часть этих хромосом получила в результате кроссинговера часть своих генов от гомологичных хромосом, принадлежавших ранее другой линии предков. Такие хромосомы называют *рекомбинантными*. Участвуя в формировании организма нового поколения, они приводят к неожи-

данным комбинациям признаков, которых не было ни у отцовского, ни у материнского организма.

Наконец, третья причина комбинативной изменчивости — случайный характер встреч тех или иных гамет в процессе оплодотворения.

Все три процесса, лежащие в основе комбинативной изменчивости, действуют независимо друг от друга, создавая огромное разнообразие всевозможнейших генотипов.

Возникновение изменений в наследственном материале, т. е. в молекулах ДНК, называют ***мутационной изменчивостью***. Причем изменения могут происходить как в отдельных молекулах (хромосомах), так и в числе этих молекул. Мутации происходят под влиянием разнообразных факторов внешней и внутренней среды.

Впервые термин «мутация» был предложен в 1901 г. голландским ученым *Г. де Фризом*, описавшим самопроизвольные мутации у растений. Мутации появляются редко, но приводят к внезапным скачкообразным изменениям признаков, передающихся из поколения в поколение.

Изменчивость. Норма реакции. Модификационная изменчивость. Наследственная изменчивость. Комбинативная изменчивость. Мутационная изменчивость.

1. Какие виды изменчивости вам известны?
2. Каковы основные признаки модификационной изменчивости?
3. Что такое норма реакции?
4. Какие формы наследственной изменчивости вы знаете?
5. Каковы причины комбинативной изменчивости?

Так как степень проявления признака (в настоящее время сказали бы действия генов) зависит от условий внешней среды, то русским селекционером И. В. Мичуриным было предположено, что, меняя условия существования какого-либо гибридного растения, можно воздействовать и на то, какой признак (ген) проявится сильнее, а какой — слабее. Экспериментальным путем он установил, что гибриды чаще проявляют свойства, необходимые для существования именно в данных условиях. Мичурин скрещивал грушу южного сорта с дикой уссурийской грушей, а гибрид выращивал в условиях средней полосы России. При этом у растения проявлялись признаки холодоустойчивости, свойственные уссурийской груше. Это получило условное название «управление доминированием».

§ 47 Виды мутаций

1. Что такое мутации?
2. Каково значение мутаций?

Мутации могут затрагивать генотип в различной степени, поэтому их можно делить на *генные*, *хромосомные* и *геномные*.

Генные, или точечные, мутации. Такие мутации встречаются наиболее часто. Они возникают при замене нуклеотидов в пределах одного гена на другие нуклеотиды. Такие ошибки могут возникать в случае, если при репликации ДНК перед делением клетки вместо комплементарных пар азотистых оснований А—Т и Г—Ц появятся «неправильные» сочетания А—Ц или Т—Г. Так могут возникнуть мутации, которые при делениях будут передаваться следующим поколениям клеток, а если мутирует половая клетка — то и следующему поколению организмов. В результате деятельности «испорченного» гена будет синтезироваться белок с неправильной последовательностью аминокислот. Структура такого белка будет искажена, и он не сможет выполнять свои функции в организме. Но чаще в результате мутаций возникают неблагоприятные изменения.

Хромосомные мутации. Хромосомной мутацией называется значительное изменение в структуре хромосомы, затрагивающее несколько генов в пределах этой хромосомы (рис. 66). Например, может возникать так называемая ***утрата***, когда отрывается концевая часть хромосомы и все гены, находившиеся в этой части, теряются. Такая хромосомная мутация в 21 хромосоме человека вызывает развитие острого лейкоза — белокровия, приводящего к смерти. Иногда хромосома утрачивает свою срединную часть. Такая хромосомная мутация называется ***делецией***. Последствия делеции могут быть различными — от смерти или тяжелого наследственного заболевания до отсутствия каких-либо нарушений (если утеряна та часть ДНК, которая не несет информации о свойствах организма).

Еще один вид хромосомных мутаций — удвоение какого-либо участка хромосомы. При этом часть генов будет встречаться в хромосоме два раза. Этот процесс может происходить несколько раз — у дрозофилы в одной из хромосом нашли восьмикратно повторяющийся ген. Такой вид мутаций — ***дупликация*** — менее опасен для организма, чем утрата или делеция.

При ***инверсии*** хромосома разрывается в двух местах, и получившийся фрагмент, повернувшись на 180°, снова встраивается в мес-

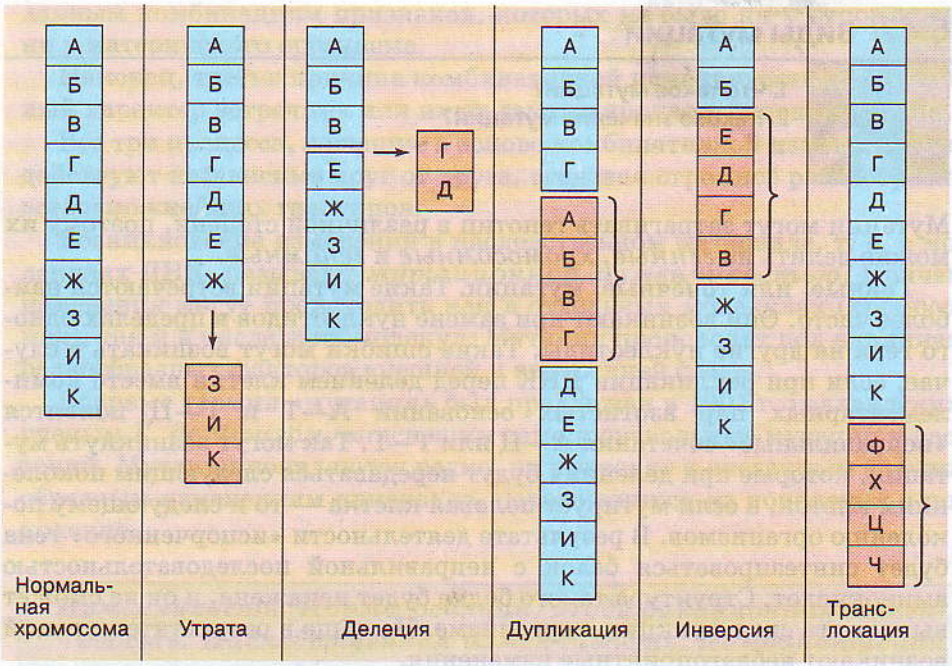


Рис. 66. *Виды хромосомных мутаций*

то разрыва. Например, в участке хромосомы содержатся гены АБВГДЕЖЗИК. Между Б—В и Е—Ж произошел разрыв, и фрагмент ВГДЕ перевернулся и встроился в этот разрыв. В результате хромосома будет иметь совсем другую структуру — АБЕДГВЖЗИК.

Еще один вид хромосомных мутаций — ***транслокация***. При этой мутации участок хромосомы прикрепляется к другой хромосоме, негомологичной ей.

Хромосомные мутации чаще всего возникают при нарушениях процесса деления клеток, например при неравном кроссинговере, когда хромосомы обмениваются неравными участками и одна из гомологичных хромосом вообще лишается каких-то генов, а другая, наоборот, приобретает «лишние» гены, ответственные за какой-либо признак.

Геномные мутации. В этом случае в генотипе или отсутствует какая-либо хромосома, или, напротив, присутствует лишняя. Чаще всего такие мутации возникают, когда при образовании гамет в мейозе хромосомы какой-либо пары расходятся и обе попадают в одну гамету, а в другой гамете одной хромосомы хватать не будет. Как наличие лишней хромосомы, так и отсутствие нужной приводят к неблагопри-

ятным изменениям в фенотипе. Например, при нерасхождении хромосом у женщин могут образовываться яйцеклетки, содержащие две 21-е хромосомы. Если такая яйцеклетка будет оплодотворена, то на свет появится ребенок с *синдромом Дауна*.

Частным случаем геномных мутаций является ***полиплоидия***, т. е. кратное увеличение числа хромосом в клетках в результате нарушений их расхождения в митозе или в мейозе. Соматические клетки таких организмов содержат $3n$, $4n$, $8n$ и т. п. хромосом — в зависимости от того, сколько хромосом было в гаметах, образовавших этот организм. Полиплоидия часто встречается у бактерий и растений, но очень редко — у животных. Многие виды культурных растений — полиплоиды. Так, полиплоидны три четверти всех культивируемых человеком злаков. Если гаплоидный набор (n) для пшеницы равен 7, то основной сорт, разводимый в наших условиях — мягкая пшеница, — имеет по 42 хромосомы, т. е. $6n$. Полиплоидами являются окультуренная свекла, гречиха и т. п. Как правило, растения-полиплоиды имеют повышенные жизнеспособность, размеры, плодовитость. В настоящее время разработаны специальные методы получения полиплоидов. Например, растительный яд колхицин способен разрушать веретено деления при образовании гамет, в результате чего получаются гаметы, содержащие по $2n$ хромосом. При слиянии таких гамет в зиготе окажется $4n$ хромосом.

Генные, хромосомные и геномные мутации. Виды хромосомных мутаций: утрата, делеция, дупликация, инверсия, транслокация. Полиплоидия.

? 1. Какие виды мутаций вы знаете и каково их биологическое и практическое значение?
2. В чем отличие хромосомных мутаций от геномных?

§ 48 Причины мутаций. Соматические и генеративные мутации

1. **Каково значение мутаций в эволюционном процессе?**
2. **Какие мутации встречаются чаще — полезные или вредные?**

Мутагенные факторы. Подавляющее число мутаций неблагоприятно или даже смертельно для организма, так как они разрушают отрегулированный на протяжении миллионов лет естественного отбора

целостный генотип. Однако мутации возникают постоянно, и способностью мутировать обладают все живые организмы. У каждой мутации есть какая-то причина, хотя в большинстве случаев мы не можем ее определить. Однако число мутаций можно резко увеличить, воздействуя на организм так называемыми ***мутагенными факторами***.

К мутагенным факторам относят некоторые физические воздействия на организм. Сильнейшим мутагеном является *ионизирующее излучение* — электромагнитные волны с маленькой длиной волны, но с очень высокой энергией квантов. Такие кванты проникают в ткани организма, повреждая различные молекулы, и, в частности, молекулы ДНК. *Ультрафиолетовое излучение* также относится к коротковолновым, но его кванты не проникают глубоко и разрушают только поверхностные слои тканей. Вот почему светлокожим людям нельзя долго находиться летом на солнце — это приводит к увеличению риска возникновения рака и некоторых других заболеваний. Мутагенным фактором также является *повышенная температура*. Например, при выращивании мушек-дрозофил при температуре на 10 °С выше обычной число мутаций увеличивается втрое.

Сильнейшим мутагенным действием обладают соединения из многих классов *химических веществ*. Например, мутации вызывают соли свинца и ртути, формалин, хлороформ, препараты для борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Некоторые красители из класса акридинов приводят к делециям и транслокациям в процессе репликации ДНК.

Относительно недавно выяснилось, что причиной мутаций могут быть *вирусы*. Размножаясь в клетках хозяина, вирусные частицы встраивают «хозяйские» гены в свою ДНК, а при заражении следующей клетки вносят в нее чужеродные гены.

Из сказанного становится ясным, как важно, чтобы в жизни нас окружало как можно меньше факторов, вызывающих мутации.

Мутации возникают часто. У человека 2—10% гамет имеют те или иные мутации, хотя, к счастью для нас, в подавляющем большинстве случаев они рецессивны и в дальнейшем не проявляются в фенотипе. Как же организмы борются за сохранение своего генотипа, защищаясь от действия мутагенных факторов? Оказывается, если в клетке при репликации ДНК возникает мутация, например замыкается «неправильная» связь между азотистыми основаниями соседних нуклеотидов одной нити ДНК (рис. 67, А), то специальные фер-

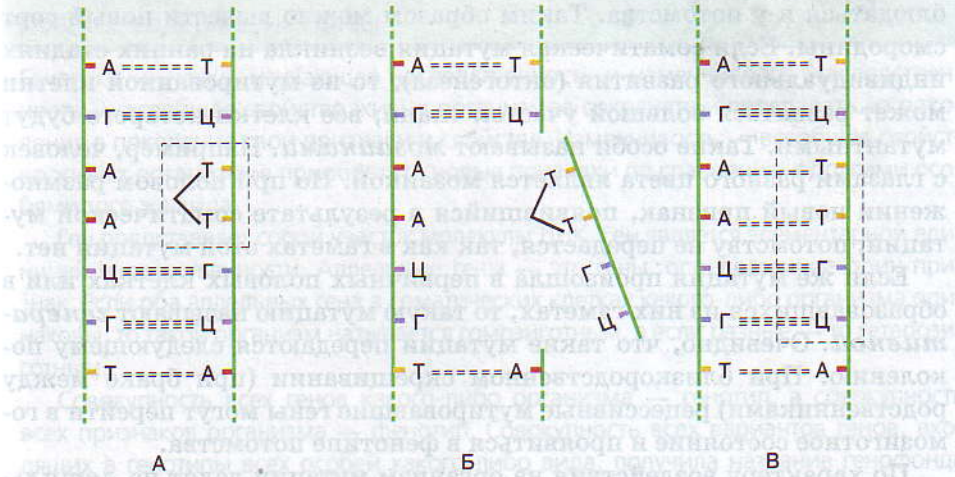


Рис. 67. *Схема восстановления при повреждении ДНК: А — узнавание дефектного участка; Б — вырезание дефектного участка; В — встраивание правильной последовательности*

менты опознают мутантный участок ДНК и вырезают его (рис. 67, Б). Затем другие ферменты достраивают фрагмент ДНК без «ошибок», используя как матрицу немутировавшую цепочку ДНК, и встраивают «правильный» фрагмент на место удаленного мутантного участка (рис. 67, В).

Итак, мутационная изменчивость имеет следующие основные характеристики:

— мутационные изменения возникают непредсказуемо, и в результате в организме могут появиться новые свойства;

— мутации наследуются и передаются потомству;

— мутации не имеют направленного характера, т. е. нельзя достоверно утверждать, какой именно ген мутирует под действием данного мутагенного фактора;

— мутации могут быть полезными или вредными для организма, доминантными или рецессивными.

Соматические и генеративные мутации. Если мутации возникают в любых клетках тела, кроме гамет, их называют ***соматическими***. Если мутировала клетка растения, из которой затем разовьется почка, а впоследствии — побег, то все клетки этого побега будут мутантными. Так, на кусте черной смородины может возникнуть ветка с белыми или красными ягодами. При вегетативном размножении — в данном случае черенком этого побега — новые свойства будут на-

блюдаться и у потомства. Таким образом можно вывести новый сорт смородины. Если соматическая мутация возникла на ранних стадиях индивидуального развития (онтогенеза), то из мутированной клетки может развиться большой участок ткани, все клетки которого будут мутантными. Такие особи называют *мозаиками*. Например, человек с глазами разного цвета является мозаикой. Но при половом размножении новый признак, появившийся в результате соматической мутации, потомству не передастся, так как в гаметах этой мутации нет.

Если же мутация произошла в первичных половых клетках или в образовавшихся из них гаметах, то такую мутацию называют ***генеративной***. Очевидно, что такие мутации передаются следующему поколению. При близкородственном скрещивании (при браке между родственниками) рецессивные мутировавшие гены могут перейти в гомозиготное состояние и проявиться в фенотипе потомства.

По характеру воздействия на организм мутации делят на *летальные*, *полулетальные*, *нейтральные* и *полезные*.

Летальные мутации в клетках человеческого организма несовместимы с жизнью, и их обладатели погибают или в эмбриогенезе, или вскоре после рождения.

Полулетальные мутации приводят к резкому ухудшению каких-либо процессов жизнедеятельности, что в большинстве случаев также рано или поздно приводит к смерти. У человека к таким мутациям относится гемофилия.

Нейтральные мутации — понятие относительное, так как любое изменение в такой отлаженной системе, как генотип, едва ли может быть неважным для организма. К таким мутациям относят, например, мутации в участках хромосом, которые не кодируют белков.

Полезные мутации, по-видимому, лежат в основе эволюционного процесса, приводя к появлению полезных для вида признаков. Эти признаки, закрепляясь естественным отбором, могут привести к образованию новой систематической единицы — подвида или даже вида.

Мутагенные факторы. Соматические и генеративные мутации. Летальные, полулетальные, нейтральные и полезные мутации.

1. Какие мутагенные факторы вам известны?
2. В чем отличие соматических мутаций от генеративных?
3. Какова роль мутаций в организме?

Краткое содержание главы

Генетика — наука, изучающая наследственность и изменчивость. Наследственность — всеобщее свойство живых организмов сохранять и передавать из поколения в поколение свои признаки и свойства. Изменчивость — всеобщее свойство живых организмов приобретать новые признаки по сравнению с другими особями того же вида.

Ген представляет собой участок молекулы ДНК. Ген является элементарной единицей наследственности. Аллельные гены — это гены, определяющие один признак. Если оба аллельных гена в соматических клетках какого-либо организма одинаковы, то такой организм называется гомозиготным, а если разные — то гетерозиготным.

Совокупность всех генов какого-либо организма — генотип, а совокупность всех признаков организма — фенотип. Совокупность всех вариантов генов, входящих в генотипы всех особей какого-либо вида, получила название генофонда вида.

Законы наследственности были установлены Грегором Менделем: правило единообразия гибридов первого поколения, правило расщепления, закон чистоты гамет, правило независимого наследования признаков.

Неполное доминирование — это разновидность взаимодействия аллельных генов, при котором доминантный ген не до конца подавляет рецессивный. Для того чтобы установить генотип особей, которые не различаются по фенотипу, применяют анализирующее скрещивание — скрещивание с гомозиготной особью, содержащей рецессивные гены исследуемого признака.

Хромосомная теория создана Томасом Морганом. Хромосома представляет собой группу последовательно соединенных генов. Гены, лежащие в одной хромосоме, попадают все вместе в одну гамету и наследуются сцепленно. Однако в процессе образования гамет (во время мейоза) происходит конъюгация хромосом и они могут обменяться аллельными генами. Это явление называется «кроссинговер».

Многие признаки организмов являются следствием взаимодействия нескольких неаллельных генов.

Изменения признаков какого-либо организма, не являющиеся следствием изменений структуры генов, не передаются из поколения в поколение и называются модификационной или ненаследственной изменчивостью. Пределы, в которых при этом может изменяться признак, называются нормой реакции.

До известной степени наследуется не признак, а способность организма проявить этот признак в определенных условиях.

Наследственная изменчивость проявляется в двух формах — комбинативной и мутационной. Комбинативная изменчивость возникает за счет перекомбинации генов в ходе полового процесса. Мутационная изменчивость возникает за счет на-

рушений в строении отдельных генов, целых хромосом или числа хромосом. Мутация — это отдельное изменение в генотипе. Большинство мутаций вредно для организма, однако могут быть нейтральные и полезные мутации. Мутации, произошедшие в первичных половых клетках или в гаметах называют генеративными. Мутации произошедшие в других клетках тела называют соматическими.

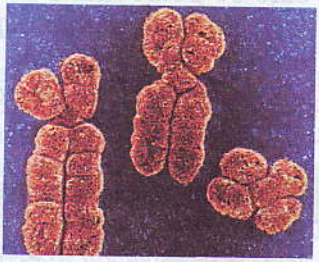
Мутации подразделяют на летальные, полулетальные, нейтральные и полезные. Летальные мутации приводят к гибели их обладателей, полулетальные – резко ухудшают состояние организма и также могут рано или поздно привести к смерти. Нейтральные мутации теоретически не влияют на процессы жизнедеятельности в организме. Полезные мутации являются двигателем эволюционного процесса, приводя к появлению новых полезных признаков, и закрепляясь отбором, полезные признаки могут привести к появлению нового подвида и вида живых существ. Таким образом мутации лежат в основе эволюции.

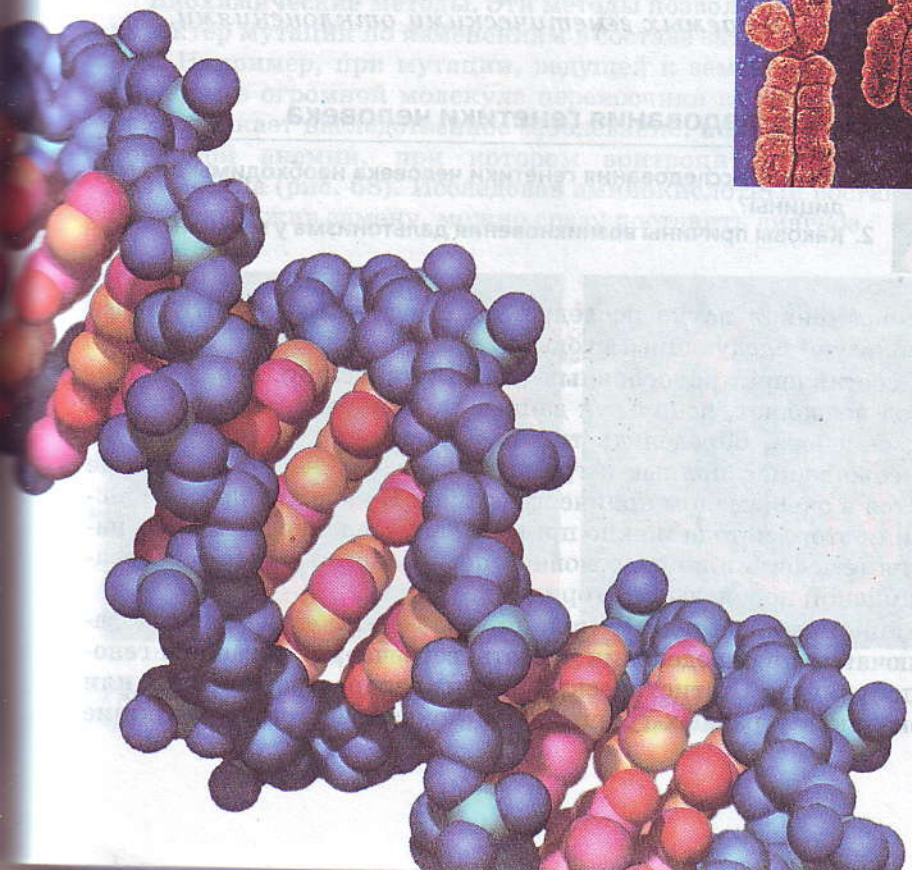
Глава

4 Генетика человека

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *как изучают генетику человека;*
- *какие заболевания называют генетическими;*
- *для чего нужны медико-генетические консультации.*





Генетические закономерности являются универсальными для всех живых организмов, в том числе и для человека. Однако в силу целого ряда особенностей исследование наследственности человека затруднено. Перечислим эти особенности: невозможность направленного скрещивания именно тех пар, которые нужны для исследования; позднее половое созревание; малое потомство; невозможность экспериментов с искусственными мутациями; невозможность содержания всех исследуемых людей в одинаковых условиях; относительно большое число хромосом (23 пары). Тем не менее изучение генетики человека необходимо хотя бы потому, что это нужно медицине. Заболевания, в основе которых лежат генетические нарушения, распространены гораздо шире, чем кажется на первый взгляд. Из-за этих нарушений около 15% эмбрионов погибают еще до рождения, 3% детей — при рождении, 3% детей умирают, не достигнув взрослого возраста, 20% людей не вступают в брак и 10% браков — бездетны. Известно более 2000 болезней человека, вызываемых генетическими отклонениями.

§ 49 Методы исследования генетики человека

1. **Почему исследования генетики человека необходимы для медицины?**
2. **Каковы причины возникновения дальтонизма у мужчин?**

Как же современная наука исследует генетику человека? Наиболее часто используют следующие методы.

Метод составления родословных (генеалогический). Генеалогический метод позволяет, используя данные по членам нескольких родственных семейств, определить тип наследования какого-либо признака. К сожалению, полные и грамотно составленные родословные встречаются в очень малом количестве семей. В качестве примера использования этого метода можно привести определение характера наследования гемофилии по родословной носительницы этого заболевания, английской королевы Виктории.

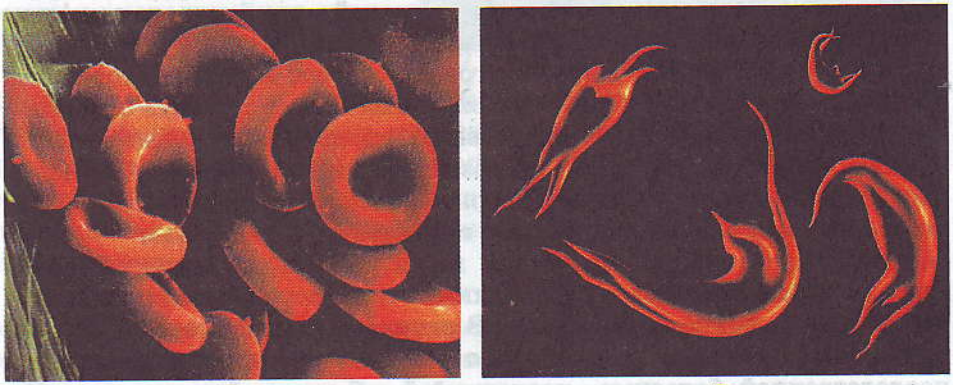
Популяционный метод. Популяционно-генетические исследования заключаются в определении частоты встречаемости генов и генотипов в популяции. Статистический анализ распространения тех или иных признаков у разных групп людей показывает, что возникшие

мутации могут передаваться из поколения в поколение веками. Таким образом, возникает очень сложная картина генетической неоднородности людей различных национальностей, стран и т. д. Исследования позволяют оценить вероятность рождения ребенка с определенным признаком в данной популяции, а также рассчитать частоту встречаемости рецессивных генов (a) у гетерозиготных людей (Aa).

Близнецовый метод. Разнояйцевые близнецы генетически разнородны, тогда как однояйцевые — одинаковы. Если однояйцевые близнецы воспитывались в различных условиях, то различия, возникшие между ними, позволяют определить направленность и степень воздействия факторов окружающей среды на их гены.

Цитогенетический метод. Этот метод заключается в изучении хромосом при помощи микроскопа и позволяет определить их число и форму. Например, если в клетках мужчины обнаружена лишняя X-хромосома (т. е. всего 47 хромосом, и из них XXY — половые), то это является доказательством наличия у него синдрома Клайнфельтера. В настоящее время разработаны специальные методы окраски хромосом, облегчающие их распознавание.

Биохимические методы. Эти методы позволяют определить место и характер мутации по изменениям в составе затронутых мутацией белков. Например, при мутации, ведущей к замене всего одной аминокислоты в огромной молекуле переносчика кислорода — гемоглобина, возникает наследственное заболевание, получившее название серповидной анемии, при котором эритроциты принимают форму полумесяца (рис. 68). Исследовав аминокислотный состав гемоглобина и обнаружив замену, можно сразу поставить диагноз.



А Б

Рис. 68. *Поражение эритроцитов при серповидной анемии: А — здоровые эритроциты; Б — эритроциты при заболевании*

Методы исследования генетики человека: генеалогический, популяционный, близнецовый, цитогенетический, биохимический.

? 1. Почему трудно исследовать наследственность человека?
2. Как часто встречаются генетические нарушения у людей?

Иногда и человеческие семьи отличаются высокой плодовитостью. Так, в XVIII в. в окрестностях г. Шуи жила семья крестьянина Федора Васильева. Его жена рожала 27 раз: 4 четверни, 7 троен, 16 двоен, итого 69 детей!

§ 50 Генетика и здоровье

1. Какие виды мутаций вы знаете?
2. Бывают ли летальные мутации у человека?

Генные заболевания. К настоящему времени известно более 2000 генетических болезней человека, однако достаточно полно изучено не более 500 из них. Причиной таких заболеваний могут быть как генные, так и хромосомные мутации. Если к болезни приводит мутация в аутосомах, причем мутантный ген является доминантным и подавляет «нормальный» аллельный ген, то говорят об ***аутосомно-доминантном наследовании*** заболевания. К таким болезням относится *синдром Марфана* (см. § 43). Иногда доминантные гены, определяющие развитие каких-либо болезней, приводят к тяжелым поражениям только в гомозиготном состоянии (*АА*), а в гетерозиготном (*Аа*) — их эффект выражен гораздо слабее или даже совсем не проявляется. Примером таких заболеваний может служить *полидактилия*, при которой у ребенка развиваются дополнительные пальцы.

Если же к болезни приводит возникающий в результате мутации рецессивный ген аутосомы, говорят об ***аутосомно-рецессивном наследовании*** заболевания. Так наследуется *альбинизм* — врожденное отсутствие пигментации кожи, волос и радужки глаза (рис. 69). Такое отклонение возникает только у рецессивных гомозигот (*аа*) по данному признаку. В случае рождения гетерозиготной особи (*Аа*) действие рецессивного гена не проявляется. Тяжелой наследственной болезнью, наследуемой по аутосомно-рецессивному типу, является *фенилкетонурия*. Эта болезнь возникает при мутации гена, кодирующего фермент, необходимый для получения амино-

А

Б

В

Рис. 69. *Примеры альбинизма у разных групп животных: А — человек; Б — кенгуру; В — змея*

кислоты тирозина из аминокислоты фенилаланина. При отсутствии этого фермента в организме младенца накапливается фенилаланин, повреждающий его нервную систему. Заболевание можно быстро определить по избытку фенилаланина в моче младенца. Если сразу же уменьшить содержание фенилаланина в пище ребенка, то развитие его мозга будет нормальным.

Если к болезни приводит патология гена половой *X*-хромосомы, то речь идет о ***наследовании, сцепленном с полом***. Примером такого заболевания может служить *гемофилия*.

Хромосомные болезни. Эти заболевания вызываются изменениями в числе хромосом или в их строении. В первом случае говорят о *геномных* мутациях, а во втором — о *хромосомных*. То, что в клетках

человека находится по 46 хромосом, было определено только в 1956 г. Специальная международная комиссия пронумеровала все хромосомы человека. К настоящему времени определено местонахождение многих генов в хромосомах и ведется работа по составлению полных хромосомных карт человека. После разработки номенклатуры хромосом удалось установить, что изменение их числа приводит к тяжелым наследственным заболеваниям. Было показано, что присутствие в клетках человека третьей 21-й хромосомы приводит к рождению ребенка с *синдромом Дауна*. Такие дети рождаются в одном случае из 1000 и характеризуются умственной отсталостью, маленьким ростом, пониженной устойчивостью к инфекционным заболеваниям. Если в хромосомном наборе женщины отсутствует одна из *X*-хромосом, то развивается *синдром Шерешевского—Тернера*, при котором женщины страдают бесплодием, имеют маленький рост, короткую шею. Наличие лишней *X*-хромосомы у мужчин (*XXY*) приводит к *синдрому Клайнфельтера*, выражающегося в бесплодии, гигантском росте, умственной отсталости, женском типе скелета. Генотип *XXY* возникает в том случае, если при образовании яйцеклеток в одну из них попадают две *X*-хромосомы и при оплодотворении такая яйцеклетка сливается со сперматозоидом, несущим *Y*-хромосому.

Помимо изменения числа хромосом, к тяжелым последствиям приводят нарушения структуры хромосом. Например, при делеции части 5-й хромосомы у человека наблюдается *«синдром мяукания»*, при котором нарушено строение гортани и голос имеет особый тембр; кроме того, развивается слабоумие. При делеции участка 21-й хромосомы развивается одна из форм *белокровия*.

К настоящему времени доказано, что мутации могут приводить к развитию онкологических заболеваний.

Таким образом, мутации нередко приводят к очень тяжелым последствиям. Однако развитие науки позволяет значительно снизить риск возникновения генетических болезней.

Генные заболевания. Аутосомно-доминантное наследование. Аутосомно-рецессивное наследование. Наследование, сцепленное с полом. Хромосомные болезни.

? 1. Какова классификация генных заболеваний по типу наследования? Приведите конкретные примеры генных заболеваний каждого типа. К какому заболеванию приводит наличие лишней *X*-хромосомы у мужчин?
2. Какова причина «синдрома мяукания»?

В последние годы генетики обнаружили, что у человека имеются гены, определяющие возникновение быстрой зависимости к алкоголю, наркотикам. Люди — носители таких генов — должны быть особенно осторожны, употребляя спиртные напитки или лекарства, созданные на основе наркотиков. Знания о строении этих генов и их расположении в хромосомах помогут бороться с опасными пристрастиями.

§ 51 Проблемы генетической безопасности

1. Какие мутации называются нейтральными?
2. Перечислите известные вам мутагенные факторы.

Почему близкородственные браки нежелательны. Мы уже говорили о том, что мутации в организме человека происходят довольно часто и до 10% гамет являются дефектными. Поскольку мутации, как правило, рецессивны, то человек может нести в себе большой набор генетических отклонений, сам того не подозревая. При вступлении в близкородственный брак резко возрастает вероятность перевода у потомства таких поврежденных генов в гомозиготное состояние (*аа*), и патология неминуемо проявится в фенотипе потомства. Конечно, до какой-то степени все люди — родственники. Ведь первые люди, появившиеся в Африке, были совсем немногочисленны, а все мы произошли от них. И тем не менее почти во всех странах мира запрещены или не рекомендованы близкородственные браки.

В небольших общинах, живущих обычно в труднодоступных горных районах, часто встречаются браки между двоюродными и троюродными сестрами и братьями, дядями и племянницами и т. д. В таких группах людей рождается примерно в два раза больше мертвых детей, а также младенцев с врожденными генетическими отклонениями, чем в соседних равнинных районах, где родственные браки редки.

Как снизить вероятность возникновения наследственных заболеваний. В настоящее время в развитых странах существует сеть ***медико-генетического консультирования.***

Знание законов наследственности позволяет предсказывать вероятность генетических отклонений у потомства здоровых родителей, в родословной которых отмечались случаи наследственных заболеваний. Для этого, путем опроса, составляется родословная родителей, что часто позволяет установить наличие генетически обусловленного заболевания и тип его наследования, например связь с той или иной хромосомой.

Работа врача-консультанта связана с трудностями психологического характера, так как далеко не всем нравится рассказывать о болезнях бабушки, дяди или троюродного брата. К тому же мало кто знает, чем болели бабушки и дедушки. Если в результате составления родословной выясняется, что вероятность генетических отклонений у детей данной родительской пары все-таки существует, то будущих родителей исследуют при помощи биохимических, физиологических и цитологических методов. Например, у людей, склонных к судорожным припадкам, можно зарегистрировать отклонения в характере электрических колебаний мозга — электроэнцефалограмме. Иногда можно заметить нарушения формы хромосом родителей или обнаружить биохимические нарушения, свидетельствующие о том, что человек является носителем мутантного гена, который практически не проявляется в фенотипе. Наконец, в период эмбрионального развития ребенка можно взять небольшое количество околоплодной жидкости, в которой есть как клетки эмбриона, так и продукты его обмена. Биохимические и цитогенетические анализы позволяют сделать заключение о развитии ребенка. Такая внутриутробная диагностика проводится в тех случаях, когда вероятность рождения ребенка с генетическими отклонениями весьма велика. К настоящему времени такими анализами определяют около 100 наследственных заболеваний.

Для того чтобы снизить вероятность возникновения наследственных отклонений, необходимо свести к минимуму действие на организм мутагенных факторов. К таким факторам относятся химические мутагены (бытовая химия, промышленные отходы, некоторые пищевые красители, ядохимикаты), электромагнитные колебания большой интенсивности, биологические мутагены (например, некоторые виды прививок) и особенно — вирусные заболевания.

Методы медико-генетического консультирования развиваются очень быстро, что избавляет многие семьи от трагедии рождения тяжелобольного ребенка, хотя этические проблемы, связанные с подобного рода анализами и вопросами аборта, по-разному понимаются представителями различных религий и народов.

Медико-генетическое консультирование.

? 1. Для чего нужно составление родословных?
2. Почему можно сказать, что «все люди родственники»?

Как уже говорилось, зачастую наследуется не признак, а способность проявить его в определенных условиях. Это относится к болезням с наследственным пред-

расположением. Наследственность играет большую роль в возникновении многих болезней сердца, гипертонии (повышенного давления крови), ревматизма, диабета, шизофрении. Однако здоровый образ жизни позволяет предотвратить развитие таких заболеваний у многих носителей вредоносных генов.

В таблице 7 приведены некоторые доминантные и рецессивные признаки человека.

Таблица 7

Некоторые доминантные и рецессивные признаки человека

	Доминантный признак	Рецессивный признак
Глаза	Большие	Маленькие
	Карие, светло-карие или зеленые	Серые или голубые
	Дальнозоркость	Нормальное зрение
	Нормальное зрение	Близорукость (есть редкая доминантная форма)
	Нормальное зрение	Дальтонизм
	Длинные ресницы	Короткие ресницы
	Прямой разрез	Косой разрез
Уши	Свободная мочка	Приросшая мочка
	Широкие	Узкие
Нос	Нос с горбинкой	Прямая или вогнутая переносица
	Узкая переносица	Широкая переносица
	Кончик носа смотрит прямо	Курносый нос
	Широкие ноздри	Узкие ноздри
Другие черты лица	Полные губы	Тонкие губы
	Норма	Скошенный подбородок
	Ямочка на подбородке	Гладкий подбородок
	Ямочки на щеках	Гладкие щеки
	Выдающиеся скулы	Норма
	Выступающие зубы и челюсти	Норма
	Щель между резцами	Норма
	Способность загибать язык назад	Отсутствие такой способности
	Способность свертывать язык в трубочку	Отсутствие такой способности
	Толстая нижняя губа	Норма
	Зубы при рождении	Их отсутствие
Волосы	Темные	Светлые
	Не рыжие	Рыжие

Окончание таблицы

	Доминантный признак	Рецессивный признак
	Курчавые Волнистые Облысение (у мужчин) Норма Белая прядь Преждевременное поседение Обильная волосатость тела Широкие пушистые брови	Волнистые Прямые Норма Облысение (у женщин) Норма Норма Мало волос на теле Норма
Кожа	Темная кожа Толстая Веснушки	Светлая кожа Тонкая Отсутствие веснушек
Руки	Праворукость Кисть с 6 или 7 пальцами Указательный палец длиннее безымянного (у мужчин)	Леворукость Кисть с 5 пальцами Указательный палец длиннее безымянного (у женщин)
Прочие	Предрасположение к кариесу Низкий рост Нормальное свертывание крови Нормальная пигментация Бас у мужчин Абсолютный слух	Здоровые зубы Высокий рост Гемофилия (признак, сцепленный с полом) Альбинизм Тенор Его отсутствие

Краткое содержание главы

Генетические закономерности универсальны для всех живых организмов, в том числе и для человека. Заболевания, причиной которых являются генетические нарушения, распространены достаточно широко. Для исследования генетики человека применяются следующие методы: генеалогический, популяционный, близнецовый, цитогенетический, биохимический.

Причиной генетических заболеваний могут быть как генные, так и хромосомные мутации.

Для предотвращения генетических заболеваний необходимо создание медико-генетических консультаций.

Глава

5 Основы учения об эволюции

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *что такое биологический вид, популяция;*
- *как полезные изменения закрепляются в популяции под действием естественного отбора, как происходит накопление различий между популяциями одного вида и их изоляция друг от друга;*

- *как происходит образование новых видов;*
- *что такое микро- и макроэволюция, каковы основные закономерности этих процессов.*

На Земле обитает огромное число видов бактерий, грибов, растений, животных. Как они возникли? Возникли ли они такими, как мы их видим сейчас, или они менялись? А меняются ли они в настоящее время? Каковы причины и механизмы таких изменений? На все эти вопросы дает ответы научная теория эволюции, начала которой были заложены Ч. Дарвином. Эволюционная теория использует самые современные методы исследований. Ее задача — ответить на вопрос, каким образом развивается жизнь на Земле и каковы основные направления эволюции.

§ 52 Развитие эволюционного учения Ч. Дарвина

1. Что вам известно о происхождении растений и животных?
2. Как вы понимаете, что такое эволюция?

Термин «эволюция» (от лат. evolutio — развертывание) ввел в XVIII в. швейцарский натуралист Шарль Боннэ.

Под ***эволюцией*** в биологии понимают необратимое историческое развитие живой природы. Эволюция организмов затрагивает все процессы жизни, происходящие на молекулярном уровне, на уровне отдельных биохимических или физиологических процессов, всего организма, вплоть до процессов, развивающихся в сообществах организмов, экосистемах и биосфере в целом. В биологии эволюция рассматривается как сила, ведущая к образованию новых форм организмов, как процесс, благодаря которому доклеточные формы жизни, возникшие более 3 млрд лет назад, дали начало исключительно сложным многоклеточным организмам нашего времени. Понятие «эволюция» пронизывает все области биологии как основная объединяющая идея наших представлений о жизни и о функциях организмов.

Еще в древности были собраны данные, свидетельствующие об огромном многообразии живых существ, и делались попытки систематизировать накопленные знания о них. Задолго до нашей эры древнегреческий философ *Аристотель* описал более 500 видов различных растений и животных, сгруппировал и расположил их в определенном порядке, от примитивных к все более сложным.

Интерес к биологии возрос в эпоху Великих географических открытий. Благодаря открытию Америки (1492) флора и фауна Евроазиатского континента пополнились новыми видами. Картофель, подсолнечник, кукуруза, фасоль, чай, томаты, хлопчатник, табак — вот лишь крохотная часть завезенных из Америки видов растений, которые стали играть важную роль в экономической жизни многих стран Старого света.

В науке шло описание новых видов, делались попытки классификации живых организмов, осмыслялись вопросы о степени родства различных групп организмов.

Система органической природы К. Линнея. Решающий вклад в создание системы природы внес в XVIII в. выдающийся шведский естествоиспытатель *Карл Линней* (1707—1778). Линней разделил каждое из царств природы (он выделил три царства: Растения, Животные и Минералы) на соподчиненные группы: классы, отряды, роды и виды. За единицу классификации он принял *вид* — совокупность особей, сходных по строению. Растения были разделены на 24 класса и 116 отрядов на основе анализа строения органов размножения. Отряды включали в себя роды, роды — виды, которые, в свою очередь, подразделялись на подвиды. Животные были разделены на 6 классов (Млекопитающие, Птицы, Амфибии, Рыбы, Черви и Насекомые). К. Линней отнес человека к классу млекопитающих и отряду приматов. Отнесение человека к миру животных, помещение его в один отряд с обезьянами потребовало от Линнея большой гражданской смелости, так как отвергало представление о человеке как о центральном обособленном объекте живой природы.

Линней установил принцип соподчиненности систематических категорий (рис. 70), считая, что соседние категории связаны не только сходством, но и родством: чем дальше расположены категории друг от друга, тем меньше степень их родства.

Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка. Ученым, создавшим первую эволюционную теорию, был выдающийся французский естествоиспытатель *Жан Батист Ламарк* (1744—1829). Своими трудами он внес огромный вклад в биологию (сам термин «биология» принадлежит ему). Занимаясь систематикой животных, ученый обратил внимание на сходство черт строения у животных, не относящихся к одному виду. Ламарк выделил 10 классов беспозвоночных животных вместо двух в системе Линнея (Насекомые и Черви). Среди них Ракообразные, Паукообразные, Насекомые, сохранившиеся в этом таксономическом ранге до наших дней.

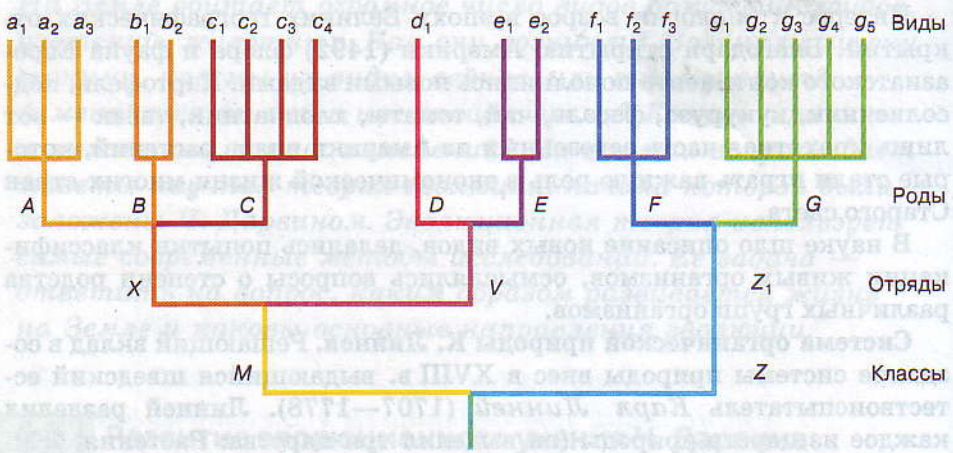


Рис. 70. *Иерархичность систематических категорий, установленная К. Линнеем*

Ламарк впервые поставил вопрос о причинах сходства и различия у животных, предположив, что природа «последовательно создавала различные тела, восходя от простейшего к наиболее сложному». Иными словами, Ламарк пришел к *эволюционной идее* — идее исторического развития органического мира.

В книге «Философия зоологии» Ламарк приводит многочисленные доказательства изменяемости видов. Изменения строения живых организмов и образование новых видов происходят, по Ламарку, крайне медленно и поэтому незаметны. Важную роль в возникновении новых видов он отводит постепенным изменениям условий окружающей среды.

Согласно Ламарку, изменения у животных и растений под действием внешних условий происходят по-разному. Так, растения воспринимают изменения условий непосредственно через обмен веществ с внешней средой. Если семя какого-либо лугового растения, растущего в низинах, будет случайно занесено на сухую каменистую возвышенность, то, приспосабливаясь к новым условиям, потомство этого семени превратится в новую разновидность. У лютика, растущего в воде, подводные листья рассечены на тонкие волосовидные доли, а листья, находящиеся на поверхности воды, широкие и округлые, разделены на простые лопасти. У родственного вида лютика, растущего на влажной почве, листья не разделены на тонкие доли. Ламарк считал, что при попадании семян первого вида лютика не в воду, а на влажную почву из них вырастут растения второго вида. Однако в действительности этого не бывает.

Для животных Ламарк разработал более сложный механизм преобразований, осуществляющийся в следующей последовательности:

всякая значительная перемена во внешних условиях вызывает изменения в потребностях животных;

это влечет за собой новые действия животных и возникновение новых «привычек»;

в результате животные начинают чаще употреблять органы, которыми они раньше мало пользовались; эти органы значительно развиваются и увеличиваются, а если требуются новые органы, то они под влиянием потребностей возникают «усилиями внутреннего чувства».

Таким образом, *главным фактором эволюции Ламарк считал прямое влияние среды*. Он придавал большое значение «упражнению» и «неупражнению» органов, считая, что упражнение ведет к их усилению и результаты такой тренировки передаются потомству. Ламарк допускал, что стремление, желание животного ведет к усиленному притоку крови и «других флюидов» к той части тела, к которой направлено это стремление, вызывая ее усиленный рост, передаваемый затем по наследству потомству.

Как первая последовательная и цельная попытка создания эволюционного учения, теория Ламарка была прогрессивной для своего времени. Однако представленные Ламарком доказательства причин изменяемости видов не были убедительными. Основные положения его теории не были выведены и доказаны исходя из научных фактов, а являлись лишь умозрительным построением. Он не объяснил, откуда возникает *«стремление организмов к прогрессу»*, которое, по Ламарку, присуще всему живому и является *движущей силой эволюции*, и почему следует считать наследственным свойство организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия.

Развитие палеонтологии, анатомии и эмбриологии. В первой половине XIX в. были достигнуты значительные успехи в новых областях биологии — сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии. Замечательный французский ученый *Жорж Кювье* (1769—1832), исследовавший строение органов позвоночных животных, установил, что все органы представляют собой части одной целостной системы. Строение каждого органа закономерно соотносится со строением всех других, и ни одна часть тела не может изменяться без соответствующего изменения других частей. Отсюда следовало, что в строении части можно найти отражение принципов строения всего организма. Так, если у животного имеются копыта, вся его организация отражает травоядный образ жизни: строение зубов обеспечивает перетирание грубой растительной пищи, желудок многокамерный, кишечник длинный и т. д. Кювье разделил животных на четыре ветви

(типа), каждая из которых характеризуется общностью плана строения. Отталкиваясь от общего плана строения, он смог даже реконструировать внешний облик древних животных по сохранившимся фрагментам ископаемых форм.

Изучение ископаемых организмов натолкнуло Кювье на мысль, что вымирание древних групп животных и растений могло быть следствием крупных катастроф геологического характера. Впоследствии опустыненные территории заселялись видами животных и растений, проникшими из соседних областей.

В это же время появляются новые эмбриологические данные. Российский ученый *Карл Бэр* (1792—1876) впервые описал процесс возникновения тканей и органов в ходе развития эмбриона, по-новому взглянув на уже известное к тому времени явление сходства зародышевых стадий животных, относящихся к разным классам позвоночных. Сформулированный Бэром *закон зародышевого сходства* гласил: «Эмбрионы обнаруживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа». Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения. Закон Бэра соединил в себе учение о «типе» Кювье с эмбриологическими данными. Бэр установил, что общие свойства каждой группы животных образуются в зародыше раньше, чем специальные. Так, в ходе развития куриного зародыша вначале проявляются свойства позвоночных, затем свойства класса птиц и лишь потом свойства данного конкретного вида — курицы. При этом зародыш высшей формы животного никогда не бывает подобен другой форме животного, а лишь ее зародышу (рис. 71).

Важное значение для понимания истории развития органического мира имели результаты изучения геологического прошлого Земли. В XIX в. английскому ученому *Чарлзу Лайелю* (1797—1876) удалось расшифровать и датировать геологическую историю Земли. Он показал, что такие факторы, как горообразование, вулканизм, оледенения, потоки, дождь, ветер, приливы, могут объяснить и объясняют как нынешние, так и прошлые изменения земной поверхности, а следовательно, и изменения в составе органического мира. Выдвинутые Лайелем объяснения движущих факторов эволюции Земли были восприняты многими биологами, в том числе Ч. Дарвином, так как представляли опору для создания научной теории эволюции органического мира.

Чарлз Дарвин и основные положения его теории. *Ч. Дарвин* (1809—1882) — великий английский биолог — создатель основ современной теории эволюции биологических видов.

С детства Ч. Дарвин увлекался сбором коллекций, химическими опытами, наблюдениями за животными. Студентом он изучал научную литературу, овладел методикой полевых исследований. Ч. Дарвин окончил университет в Кембридже в 22 года и сразу по окончании университета был приглашен в 5-летнее кругосветное путешествие на корабле «Бигль» в качестве натуралиста. В возрасте 50 лет, после 30-летних изучений и наблюдений он написал и в 1859 г. опубликовал «Происхождение видов» — одну из наиболее замечательных и серьезных книг за всю историю человечества. Ее полное название — «О происхождении видов путем естественного отбора или Сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» («On the origin of species by means of natural selection or The preservation of favoured races in the struggle for life»). Книга вызвала сенсацию. Ее идеи сыграли выдающуюся роль в развитии науки.

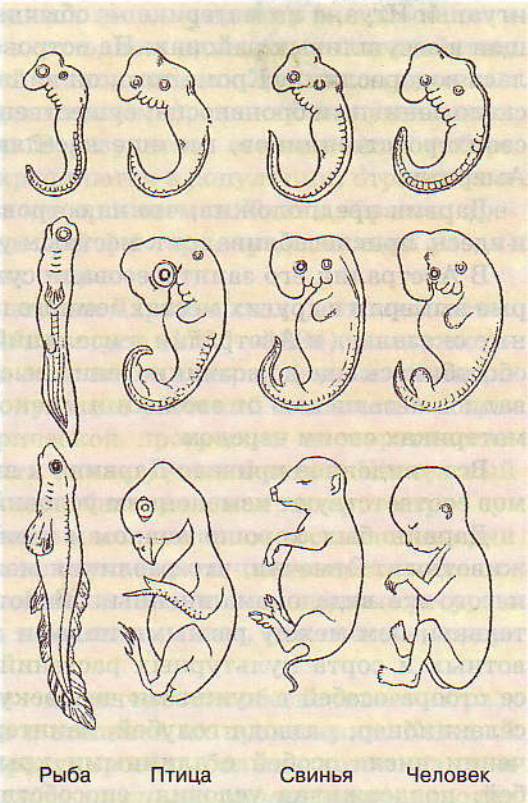


Рис. 71. *Сходство эмбрионов позвоночных на ранних стадиях развития*

Дарвин не сомневался ни в существовании Творца, ни в его ответственности за все происходящее на Земле. Он просто верил, что Бог выражает себя через естественнонаучные законы, которые могут быть изучены и познаны.

Посетив несколько раз сравнительно молодые вулканические острова Галапагосского архипелага, заселенные живыми организмами с южноамериканского континента, Дарвин столкнулся с тем, что островные растения и животные отличаются от тех же видов на континенте. Здесь Дарвин обнаружил гигантских черепах и странный вид

игуаны. Игуана на материке — обычная сухопутная ящерица, живущая в засушливых районах. На острове она кормилась в море и питалась водорослями. Кроме того, он нашел ископаемые остатки гигантского ленивца и броненосца, существенно превосходивших размерами своих родственников, все еще населяющих Центральную и Южную Америку.

Дарвин предположил, что на острова животные попали с материка и здесь, приспосабливаясь к местным условиям, изменились.

В Австралии его заинтересовали сумчатые и яйцекладущие, которые вымерли в других местах земного шара. Эти примитивные животные оказались в Австралии в изоляции (ведь Австралия как материк обособилась еще до возникновения высших млекопитающих) и развивались независимо от эволюции млекопитающих, шедшей на других материках своим чередом.

Все увиденное привело Дарвина к выводу, что изменения организмов соответствуют изменениям условий их жизни.

Дарвин был хорошо знаком с принципами селекции домашних животных. Отмечал, что различия между разными породами одного и того же вида одомашненных животных порой даже более значительны, чем между разными видами диких животных. Породы животных и сорта культурных растений созданы человеком в процессе отбора особей с нужными человеку признаками. Например, если селекционер, разводя голубей, заинтересован в сохранении и увеличении числа особей с длинными крыльями, он отбирает этих особей, поддерживая условия, способствующие их выживанию и размножению. Отбор, который осуществляет человек, называют ***искусственным***. Сама возможность такого отбора определяется ***наследственной изменчивостью*** (по Дарвину — *неопределенной*) — уклонениями признаков отдельных организмов, которые наследуются.

Из поколения в поколение человек отбирал и оставлял на племя особей с определенными, интересными для него наследуемыми признаками и устранял других особей от размножения. В результате были получены новые породы и сорта, признаки и свойства которых соответствовали интересам и потребностям человека. *Наследственная изменчивость и производимый человеком отбор представляют собой движущие силы эволюции пород и сортов.*

Однако свойства, полезные с точки зрения человека, могут оказаться бесполезными и даже вредными в борьбе за жизнь, происходящей в дикой природе. В природе действует другой вид отбора — ***есте-***

ственный. Его требования сводятся лишь к одному — способности выжить. Если организм живет в холодном климате, то те свойства, которые способствуют его лучшей теплоизоляции, являются полезными, или приспособительными (адаптивными), так как они увеличивают вероятность его выживания. В результате естественного отбора именно адаптивные свойства закрепляются в популяции, отражаясь в облике и привычках входящих в нее организмов. Таким образом, требования внешней среды — решающий фактор, определяющий различия между популяциями близких видов.

Важным моментом развития теории Дарвина стало его знакомство с работами *Томаса Роберта Мальтуса* (1766—1834), книгу которого Дарвин прочитал через два года после возвращения из экспедиции. Мальтус доказывал, что популяции растений и животных стремятся размножиться в геометрической прогрессии и теоретически любой организм может заполнить Землю очень быстро. Несложный подсчет приводит к выводу, что одна бактерия, например, за трое суток способна дать потомство, общая масса которого достигает тысячи тонн. Фактически этого никогда не случается, и численность вида остается более или менее постоянной из-за того, что жизненные ресурсы ограниченны и достаются лишь немногим — тем, кто способен одержать победу в борьбе за жизнь.

Итак, способность организмов к изменчивости обеспечивает их разнообразие по спектру признаков и степеней их проявления. Каждый организм имеет возможность продуцировать больше потомков, чем может выжить. В результате *борьбы за существование* происходит *естественный отбор*, или, по словам Дарвина, «сохранение благоприятных индивидуальных различий и уничтожение вредных». Особи с полезными в данных обстоятельствах физическими, поведенческими или иными свойствами имеют более высокие шансы выжить по сравнению с остальными. *Наличие полезных свойств позволяет организмам оказываться победителями в борьбе за существование. Выживая, они имеют преимущество в передаче этих передовых свойств* потомству. Естественный отбор закрепляет полезные в данных условиях жизни свойства организмов, что отражается, в конечном счете, в их облике и привычках. В результате естественного отбора полезные свойства накапливаются в популяции, и сама она постепенно изменяется. Требования внешней среды могут различаться в разных участках обитания одного или близких видов, поэтому естественный отбор приводит к различиям между населяющими такие участки популяциями и видами.

Заслуга Дарвина состоит в том, что он указал на вид как на узловой этап эволюционного процесса, объяснил изменение организмов действием законов природы, без вмешательства сверхъестественных сил, вскрыл движущие силы и выявил причины протекания биологической эволюции.

В основу своего объяснения механизмов эволюции Ч. Дарвин положил три главных фактора: изменчивость организмов, борьбу за существование и естественный отбор, среди которых естественный отбор является направляющей, движущей силой.

Теорию Дарвина можно сформулировать в виде довольно простых положений:

1. Организмы изменчивы. Трудно найти такое свойство или признак, по которому особи, принадлежащие к данному виду, были бы полностью тождественны.

2. Различия между организмами, хотя бы частично, передаются по наследству.

3. Теоретически при благоприятных условиях любые организмы могут размножаться в геометрической прогрессии и в состоянии заполнить Землю, однако такого не случается, так как жизненные ресурсы ограниченны, что приводит к борьбе за существование, в которой выживают не все.

4. В результате борьбы за существование происходит естественный отбор — выживают те особи, которые располагают полезными в данных условиях свойствами. Выжившие передают эти свойства своему потомству. Следовательно, эти свойства закрепляются в череде последующих поколений.

Индивидуальные наследственные уклонения (наследственная изменчивость), борьба за существование и естественный отбор в длинном ряду поколений обеспечивают приспособительные изменения организмов к конкретным условиям существования. Этими же процессами определяется многообразие видов и общее повышение уровня организации организмов, населяющих Землю.

Хотя многие религиозные лидеры критиковали дарвиновскую теорию, его идеи были столь убедительны и обоснованны, что большинство ученых принимают их по сей день. Учение Ч. Дарвина позволило привести в гармонию разрозненные знания о законах, которым подчиняется организация жизни на нашей планете. В прошедшем столетии эволюционное учение Ч. Дарвина было развито и конкретизировано благодаря созданию хромосомной теории наследственности,

развитию молекулярно-генетических исследований, систематики, экологии, эмбриологии, палеонтологии и многих других областей биологии.

Эволюция. Наследственная изменчивость. Естественный отбор. Искусственный отбор. Борьба за существование.

? 1. Как Ж. Б. Ламарк объяснял ход эволюции у растений и животных?
2. Что принято за единицу классификации в системе природы Линнея?
3. В чем состоят основные положения учения Ч. Дарвина?
4. Какие факты позволяют говорить о борьбе за существование? Как проявляется эта борьба в природе?

▶ Понаблюдайте за окружающими вас животными и растениями. Отметьте, чем они различаются, составьте списки различий.

§ 53 Вид, его критерии

1. Что такое вид?
2. Какие виды растений и животных вам известны?

Вид. С развитием биологии пришло понимание того, что по сравнению с бесконечным разнообразием условий, в которых протекает жизнь, разнообразие форм организмов конечно; оно как бы собрано в «узлы» — биологические виды.

Биологический вид — это совокупность особей, обладающих способностью к скрещиванию с образованием плодовитого потомства; населяющих определенный ареал; обладающих рядом общих морфологических и физиологических признаков и сходством во взаимоотношениях с биотической и абиотической средой.

Биологический вид — не только систематическая категория. Это целостный и обособленный от других видов элемент живой природы. Целостность вида проявляется в том, что его особи могут жить и размножаться, лишь взаимодействуя друг с другом благодаря выработанным в процессе эволюции взаимным приспособлениям организмов: особенностям скоординированности строения материнского организма и эмбриона, системам сигнализации и восприятия у животных,

общности территории, сходству жизненных привычек и реакций на сезонные изменения климата и др. Видовые приспособления обеспечивают сохранение вида, хотя иногда они могут повредить отдельным особям. Речной окунь, например, питается собственной молодью, за счет чего вид выживает при недостатке корма, даже несмотря на утрату части приплода. Каждый вид существует в природе как исторически возникшее целостное образование.

Обособленность вида поддерживается репродуктивной изоляцией (см. § 59), которая препятствует его смешению с другими видами при размножении. Изоляция обеспечивается различиями в строении половых органов, разобщенностью ареалов, расхождением в сроках или местах размножения, различиями поведения, экологической разобщенностью и другими механизмами, о которых вы узнаете из последующих разделов. Обособленность видов препятствует возникновению промежуточных форм. Береза бородавчатая, например, не растет на моховых болотах, где обычно растет береза карликовая. Благодаря изоляции виды не смешиваются друг с другом.

Критерии вида. Характерные признаки и свойства, по которым одни виды отличаются от других, называют ***критериями вида.***

Морфологический критерий — это сходство внешнего и внутреннего строения организмов. Карл Линней, например, определял виды как целостные группы организмов, отличные от других жизненных форм по признакам строения. Иными словами, наличие черт строения, которые делают некоторую группу организмов похожими друг на друга и одновременно отличными от всех других групп, и есть критерий для причисления их к данному виду.

Особи в пределах вида иногда настолько изменчивы, что только по морфологическому критерию не всегда удается определить вид. Существуют виды морфологически сходные. Это — виды-двойники, которые открыты во всех систематических группах. Например, у черных крыс известно два вида-двойника — с 38 и 49 хромосомами; у малярийного комара — 6 видов-двойников, у небольшой рыбки щиповки, широко распространенной в пресных водоемах, — 3 таких вида. Виды-двойники встречаются среди самых различных организмов: рыб, насекомых, млекопитающих, растений, однако особи таких видов-двойников не скрещиваются между собой (рис. 72).

Генетический критерий — это характерный для каждого вида набор хромосом; строго определенное их число, размеры и формы, состав ДНК. Хромосомный набор — главный видовой признак. Особи разных видов имеют разные наборы хромосом, поэтому они не могут

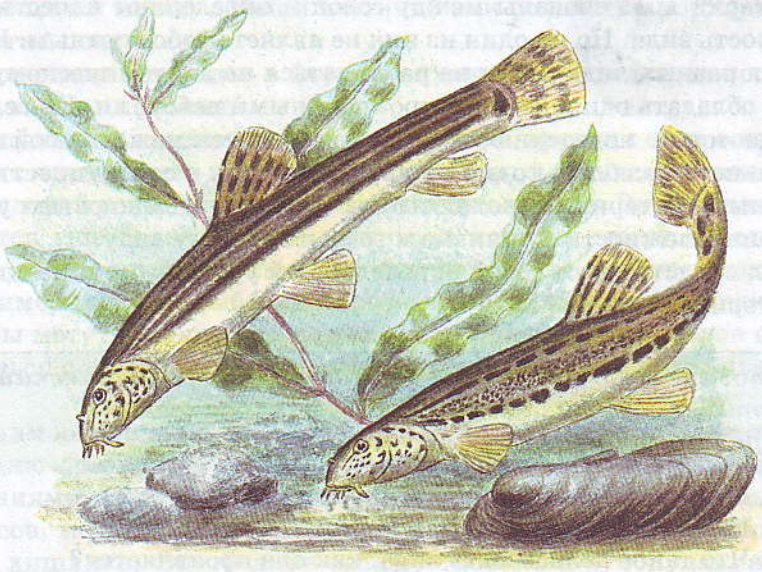


Рис. 72. *Виды-двойники: тетраплоидный (слева) и диплоидный (справа) виды щиповки*

скрещиваться и репродуктивно ограничены друг от друга в естественных условиях.

Физиологический критерий — сходство реакций организма на внешние воздействия, ритмов развития и размножения. В основе этого критерия лежит сходство всех процессов жизнедеятельности, и прежде всего размножения. Представители разных видов, как правило, не скрещиваются или их потомство бесплодно. Однако встречаются исключения. Например, собаки могут давать потомство, спариваясь с волками. Плодовитыми могут быть гибриды некоторых видов птиц (канарейки, зяблики), а также растений (тополя, ивы). Следовательно, физиологический критерий также недостаточен для определения видовой принадлежности особей.

Экологический критерий — это характерное для вида положение в природных сообществах, его связи с другими видами, наборы факторов внешней среды, необходимые для существования.

Географический критерий — область распространения, определенный ареал, занимаемый видом в природе.

Исторический критерий — общность предков, единая история возникновения и развития вида.

Критерии вида связаны между собой и определяют качественную особенность вида. Но ни один из них не является абсолютным. Например, два разных вида могут не различаться по анатомическому строению и обладать одинаковыми хромосомными наборами. Но если они различаются по поведению, то не скрещиваются между собой и, следовательно, обособлены один от другого. Лишь в совокупности перечисленные критерии позволяют с достаточной надежностью установить принадлежность организма к тому или иному виду.

Виды представляют собой определенный уровень организации живой материи — видовой.

Биологический вид. Критерии вида: морфологический, генетический, физиологический, экологический, географический, исторический.

? 1. Дайте определение биологического вида.
2. Какие критерии вида вам известны?
3. Что такое целостность вида, как она проявляется?
4. Почему важно сохранять виды в природе?

▶ Составьте списки известных вам видов растений и животных. Попытайтесь сгруппировать известные вам виды по степени сходства: а) морфологического; б) экологического.

§ 54 Популяции

1. **Почему организмы большинства из известных нам видов живут в природе группами?**
2. **Почему группы одновидовых организмов (например, заросли таких растений, как лютик, крапива, осока и др.) встречаются не повсеместно, а лишь на определенных участках? Какие это участки?**

В действительности вид представляет собой гораздо более сложное образование, чем просто совокупность скрещивающихся сходных друг с другом особей. Он распадается на более мелкие естественные группировки особей — *популяции*, населяющие отдельные, относительно небольшие участки ареала данного вида.

Популяция — это группа одновидовых организмов, занимающих определенный участок территории внутри ареала вида, свободно скре-

щивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций.

Существование видов в форме популяций — следствие неоднородности внешних условий.

Популяции сохраняют устойчивость во времени и пространстве, хотя их численность может изменяться год от года вследствие изменений условий размножения и развития организмов. Внутри популяций имеются еще более мелкие группы, в которые могут объединяться особи со сходным поведением или на основе родственных связей (например, стайки рыб или воробьев, прайды львов). Однако такие группы могут распадаться под влиянием внешних факторов или смешиваться с другими. Они не способны устойчиво поддерживать сами себя.

Взаимоотношения организмов в популяциях. Составляющие популяцию организмы связаны друг с другом различными взаимоотношениями. Они конкурируют друг с другом за те или иные виды ресурсов, могут поедать друг друга или, напротив, вместе обороняться от хищника. Внутренние взаимоотношения в популяциях очень сложны и противоречивы. Реакции отдельных особей на изменения условий жизни и популяционные реакции часто не совпадают. Гибель отдельных ослабленных организмов (например, от хищников) может улучшить качественный состав популяции (в том числе качество наследственного материала, которым располагает популяция), повысить ее способность к выживанию в меняющихся условиях среды.

В пределах каждой популяции организмов, размножающихся половым путем, идет постоянный обмен генетическим материалом; скрещивание особей из разных популяций происходит гораздо реже, поэтому генетический обмен между разными популяциями ограничен. В результате каждая популяция характеризуется своим специфическим набором генов (генофондом — см. ниже) с присущим только данной популяции соотношением частот встречаемости разных аллелей. Под влиянием этого в отдельных популяциях могут возникать свойства, отличающие их друг от друга. Таким образом, существование в форме популяций повышает внутреннее разнообразие вида, его устойчивость к местным изменениям условий жизни, позволяет ему закрепляться в новых для себя условиях. От свойств популяций во многом зависят направление и скорость эволюционных изменений, протекающих внутри вида. Процессы образования новых видов берут начало в изменениях свойств отдельных популяций.

Популяция.

? 1. Что такое популяция?
2. Почему биологические виды существуют в форме популяций?
3. Какие свойства популяций способствуют устойчивому существованию вида?

§ 55 Генетический состав популяций

1. Что такое естественный отбор?
2. Что такое генотип?

Популяционная генетика. Во времена Дарвина науки генетики еще не существовало. Она начала развиваться в начале XX в. Стало известно, что носителями наследственной изменчивости являются гены. Представления генетики внесли дополнительные глубинные объяснения в теорию естественного отбора Ч. Дарвина. Синтез генетики и классического дарвинизма привел к рождению особого направления исследований — популяционной генетики, которое позволило с новых позиций объяснить процессы изменения генетического состава популяций, возникновения новых свойств организмов и их закрепление под воздействием естественного отбора.

Генофонд. Каждая популяция характеризуется определенным ***генофондом***, т. е. совокупным количеством генетического материала, который слагается из генотипов отдельных особей.

Необходимыми предпосылками эволюционного процесса являются возникновение элементарных изменений аппарата наследственности — ***мутаций***, их распространение и закрепление в генофондах популяций организмов. Направленные изменения генофондов популяций под воздействием различных факторов представляют собой элементарные эволюционные изменения.

Как уже отмечалось, природные популяции в разных частях ареала вида обычно более или менее различны. Внутри каждой популяции имеет место свободное скрещивание особей. В результате каждая популяция характеризуется собственным генофондом с присущими только данной популяции соотношениями различных аллелей.

Мутационный процесс — постоянный источник наследственной изменчивости. В популяции, состоящей из нескольких миллионов

особей, в каждом поколении может возникать по нескольку мутаций буквально каждого имеющегося в этой популяции гена. Благодаря комбинативной изменчивости мутации распространяются в популяции.

Природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями. На это обратил внимание русский ученый *Сергей Сергеевич Четвериков* (1880—1959), который установил, что значительная часть *изменчивости генофонда* скрыта от глаз, так как подавляющее большинство возникающих мутаций рецессивны и не проявляются внешне. Рецессивные мутации как бы «впитываются видом в гетерозиготном состоянии», ведь большинство организмов гетерозиготно по многим генам. Подобную скрытую изменчивость можно выявить в экспериментах со скрещиванием близкородственных особей. При таком скрещивании некоторые рецессивные аллели, находившиеся в гетерозиготном и потому скрытом состоянии, перейдут в гомозиготное состояние и смогут проявиться. Значительная генетическая изменчивость природных популяций легко обнаруживается и в ходе искусственного отбора. При искусственном отборе из популяции выбирают тех особей, у которых какие-либо ценные в хозяйственном отношении признаки выражены наиболее сильно, и скрещивают этих особей между собой. Искусственный отбор оказывается эффективным почти во всех случаях, когда к нему прибегают. Следовательно, в популяциях имеется генетическая изменчивость буквально по каждому признаку данного организма.

Силы, вызывающие генные мутации, действуют случайным образом. Вероятность появления мутантной особи в среде, в которой отбор будет ей благоприятствовать, не больше, чем в среде, в которой она почти наверняка погибнет. С. С. Четвериков показал, что за редким исключением большинство вновь возникших мутаций оказываются вредными и в гомозиготном состоянии, как правило, снижают жизнеспособность особей. Они сохраняются в популяциях лишь благодаря отбору в пользу гетерозигот. Однако мутации, вредные в одних условиях, могут повысить жизнеспособность в других условиях. Так, мутация, вызывающая недоразвитие или полное отсутствие крыльев у насекомых, безусловно, вредна в обычных условиях, и бескрылые особи быстро вытесняются нормальными. Но на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры, такие насекомые имеют преимущества перед особями с нормально развитыми крыльями.

Поскольку всякая популяция обычно хорошо приспособлена к своей среде обитания, крупные изменения обычно снижают эту приспо-

собленность, подобно тому как значительные случайные изменения в механизме часов (удаление какой-нибудь пружины или добавление колесика) ведут к сбою в их работе. В популяциях имеются большие запасы таких аллелей, которые не приносят ей какой-либо пользы в данном месте или в данное время; они сохраняются в популяции в гетерозиготном состоянии, пока в результате изменения условий среды вдруг не окажутся полезными. Как только это случается, их частота под действием отбора начинает возрастать, и в конечном счете они становятся основным генетическим материалом. Именно в этом кроется способность популяции адаптироваться, т. е. приспосабливаться к новым факторам — изменениям климата, появлению нового хищника или конкурента и даже к загрязнению среды человеком.

Примером подобной адаптации служит эволюция видов насекомых, устойчивых к инсектицидам. События во всех случаях развиваются одинаково: при введении в практику нового инсектицида (яда, действующего на насекомых) для успешной борьбы с насекомым-вредителем бывает достаточно небольшого его количества. С течением времени концентрацию инсектицида приходится повышать, пока, наконец, он не оказывается недействительным. Первое сообщение об устойчивости насекомого к инсектициду появилось в 1947 г. и относилось к устойчивости комнатной мухи к ДДТ. Впоследствии устойчивость к одному или нескольким инсектицидам была обнаружена не менее чем у 225 видов насекомых и других членистоногих. Гены, способные обеспечить устойчивость к инсектицидам, очевидно, имелись в каждой из популяций этих видов; их действие и обеспечило в конечном итоге снижение эффективности ядов, использованных для борьбы с вредителями.

Таким образом, мутационный процесс создает материал для эволюционных преобразований, формируя резерв наследственной изменчивости в генофонде каждой популяции и виде в целом. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создает основу для действия естественного отбора и микроэволюции.

Генофонд популяции.

1. Что такое генофонд популяции?
2. Почему большая часть мутаций не проявляется внешне?
3. В чем кроется способность популяции адаптироваться (приспосабливаться) к новым условиям?
4. Каким способом можно выявить рецессивные аллели?

§ 56 Изменения генофонда популяций

1. Каково содержание понятия «генофонд популяции»?
2. В чем источник изменений в генофонде?

Обладая специфическим генофондом, находящимся под контролем естественного отбора, популяции играют важнейшую роль в эволюционных преобразованиях вида. Все процессы, ведущие к изменениям вида, начинаются на уровне видовых популяций и являются направленными процессами преобразований популяционного генофонда.

Генетическое равновесие в популяциях. Частота встречаемости различных аллелей в популяции определяется частотой мутаций, давлением отбора, а иногда и обменом наследственной информации с другими популяциями в результате миграций особей. При относительном постоянстве условий и высокой численности популяции все указанные процессы приводят к состоянию относительного равновесия. В результате генофонд таких популяций становится сбалансированным, в нем устанавливается ***генетическое равновесие***, или постоянство частот встречаемости различных аллелей.

Причины нарушения генетического равновесия. Приведенный ранее пример с действием инсектицидов говорит о том, что действие естественного отбора приводит к *направленным изменениям генофонда популяции* — повышению частот «полезных» генов. Происходят микроэволюционные изменения. Однако изменения генофонда могут носить и *ненаправленный*, случайный характер. Чаще всего они связаны с колебаниями численности природных популяций или с пространственным обособлением части организмов данной популяции.

Ненаправленные, случайные изменения генофонда могут происходить вследствие разных причин. Одна из них — *миграции*, т. е. перемещение части популяции в новое место обитания. Если небольшая часть популяции животных или растений поселяется на новом месте, генофонд вновь образованной популяции будет неизбежно меньше генофонда родительской популяции. В силу случайных причин частоты аллелей в новой популяции могут не совпадать с таковыми у исходной. Гены, до того редко встречающиеся, могут быстро распространяться (вследствие полового размножения) среди особей новой популяции. А ранее широко распространенные гены могут отсутствовать, если их не было в генотипах основателей нового поселения.

Сходные изменения могут наблюдаться в случаях, когда *популяция разделяется на* две неравные *части естественными или искусственными барьерами*. Например, на реке построена дамба, разделившая обитавшую там популяцию рыб на две части. Генофонд малой популяции, берущей начало от малого количества особей, может, опять же в силу случайных причин, отличаться от генофонда исходной по составу. Он будет нести в себе только те генотипы, которые случайно подобрались среди малого числа основателей новой популяции. Редкие аллели могут оказаться обычными в новой популяции, возникшей в результате ее обособления от исходной популяции.

Состав генофонда может меняться *вследствие* различных *природных катастроф*, когда выжившими остаются лишь немногие организмы (например, из-за наводнения, засухи или пожаров). В популяции, пережившей катастрофу, состоящей из особей, оставшихся в живых случайно, состав генофонда будет сформирован из случайно подобранных генотипов. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает немногочисленная группа. Генетический состав этой группы определит генетическую структуру всей популяции в период ее расцвета. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других — резко повысится. Набор генов, оставшихся у живых особей, может несколько отличаться от того, который существовал в популяции до катастрофы.

Резкие колебания численности популяций, чем бы они ни были вызваны, изменяют частоту аллелей в генофонде популяций. При создании неблагоприятных условий и сокращении численности популяции из-за гибели особей может происходить утрата некоторых генов, особенно редких. В целом чем меньше численность популяции, тем выше вероятность потери редких генов, тем большее влияние оказывают на состав генофонда случайные факторы. Периодические колебания численности свойственны почти всем организмам. Эти колебания изменяют частоту генов в популяциях, возникающих на смену друг другу. Примером являются некоторые насекомые; только малое их количество выживает после зимы. Эта малая доля дает начало новой летней популяции, ее генофонд часто отличается от генофонда популяции, существовавшей год назад.

Таким образом, действие случайных факторов обедняет и изменяет генофонд малой популяции по сравнению с его исходным состоянием. Это явление называется ***дрейфом генов***. В результате дрейфа генов может сложиться жизнеспособная популяция со своеобразным генофондом, во многом случайным, поскольку отбор в данном случае не играл ведущей роли. По мере увеличения численности особей вновь восстановится действие естественного отбора, который будет распро-

страняться уже на новый генофонд, приводя к его направленным изменениям. Совокупность всех этих процессов может привести к обособлению нового вида.

Направленные изменения генофонда происходят вследствие естественного отбора. Естественный отбор приводит к последовательному возрастанию частот одних генов (полезных в данных условиях) и к снижению других. Вследствие естественного отбора в генофонде популяций закрепляются полезные гены, т. е. благоприятствующие выживанию особей в данных условиях среды. Их доля возрастает, и общий состав генофонда меняется. Изменения генофонда под действием естественного отбора должны приводить и к изменениям фенотипов, особенностей внешнего строения организмов, их поведения и образа жизни, а в конечном итоге — к лучшей приспособленности популяции к данным условиям внешней среды.

Генетическое равновесие. Случайные изменения состава генофонда. Дрейф генов. Направленные изменения генофонда.

1. При каких условиях возможно равновесие между различными аллелями популяционного генофонда?
2. Какими силами вызваны направленные изменения генофонда?
3. Какие факторы являются причиной нарушения генетического равновесия?
4. В чем причины различия генофондов изолированных популяций одного вида?

Обсудите, каким образом деятельность человека изменяет генофонд диких и домашних видов животных и растений.

§ 57 Борьба за существование и ее формы

1. **В чем сущность законов Менделя?**
2. **Назовите основные положения эволюционного учения Дарвина.**

Размышляя о механизмах и движущих силах эволюции, Ч. Дарвин пришел к представлению о ***борьбе за существование***. Это одно из центральных понятий теории эволюции. Ч. Дарвин обратил внимание на то, что всем живым существам присуща способность практически «безграничного» размножения. Самка аскариды, например, дает

200 тысяч яиц в сутки, серая крыса 5 пометов в год, в среднем по 8 крысят, достигающих половой зрелости к трехмесячному возрасту, в одном плоде кукушкиных слезок не менее 186 000 семян. Способность к быстрому размножению приводит к важным последствиям: с ростом численности обострившейся конкуренции за ресурсы возрастает вероятность появления новых мутаций и создается «давление жизни», вследствие чего происходит борьба за существование. Ч. Дарвин неоднократно подчеркивал, что борьба за существование не сводится к прямой схватке, она представляет собой сложные и многообразные отношения организмов внутри одного вида, между разными видами и с неорганической природой. «Я должен предупредить, — писал Дарвин, — что применяю этот термин в широком, метафорическом смысле... Про двух собак или волков в голодное время можно с полным правом сказать, что они борются друг с другом за пищу и тем самым за жизнь. Но про растение, растущее на краю пустыни, можно сказать, что оно борется за жизнь против засухи». Наградой в борьбе за существование является жизнь и возможность ее продолжения в череде последующих поколений.

Формы борьбы за существование. Дарвин различал три формы борьбы за существование: *внутривидовую, межвидовую* и *борьбу с неблагоприятными условиями неорганической природы*. Наиболее напряженная из них — ***внутривидовая борьба***. Яркий пример внутривидовой борьбы — состязание между одновозрастными деревьями хвойного леса. Самые высокие деревья своими широко раскинутыми кронами перехватывают основную массу солнечных лучей, а их мощная корневая система поглощает из почвы растворенные минеральные вещества в ущерб более слабым соседям. Внутривидовая борьба особенно обостряется при повышении плотности популяций, например при обилии птенцов у некоторых видов птиц (многие виды чаек, буревестники) более сильные выталкивают из гнезд более слабых, обрекая их на гибель от хищников или голода.

Межвидовая борьба может проявляться в различных формах, например в форме соревнования (конкуренции) за пищу или иные ресурсы или в форме одностороннего использования одного вида другим. Наглядный пример конкуренции за пищу дают хищники африканских саванн (гепарды, львы, гиены, гиеновые собаки и др.), которые нередко отнимают друг у друга пойманную и убитую добычу. Часто объектом соревнования являются привлекательные местообитания. Например, в борьбе за место в поселениях человека серая крыса, более сильная и агрессивная, со временем вытеснила черную, которая в настоящее время встречается лишь в лесных районах или в пустынях. Завезенная в Европу американская норка вытесняет аборигенный ев-

ропейский вид. Ондатра (выходец из Северной Америки) перехватила часть ресурсов, используемых ранее местными видами, например русской выхухолью. В Австралии обыкновенная пчела, которую привезли из Европы, вытеснила маленькую туземную, не имеющую жала.

Другие проявления межвидовой борьбы — сложные взаимоотношения, развивающиеся между хищниками и жертвами (тигр и кабан, волк и косуля, судак и уклея и т. д.), паразитами и хозяевами (всевозможные случаи экто- и эндопаразитизма). В случаях, когда хищники сражаются с жертвами или грызутся из-за добычи, борьба выражается в непосредственной схватке. С точки зрения эволюции важным следствием межвидовых взаимоотношений являются согласованные эволюционные изменения взаимодействующих видов. У хищника, например, появляются изощренные средства нападения — клыки, когти, быстрые движения, подстерегающее поведение, у жертв — не менее изощренные формы защиты — вещества, делающие их ядовитыми, маскировочная окраска, выставление охраны и пр.

Третья форма борьбы за существование — ***борьба с неблагоприятными внешними условиями***. Факторы неживой природы оказывают непосредственное и опосредованное влияние на эволюцию живого. Про растения в пустыне говорят, что они «борются с засухой», имея в виду развитие у них многочисленных приспособлений, способствующих добыванию воды и питательных веществ из почвы (особая корневая система) или снижению интенсивности транспирации (особое строение листьев). Условия неорганического мира оказывают значительное влияние на эволюцию организмов не только сами по себе, их влияние может усиливать или ослаблять внутри- и межвидовые взаимоотношения. При недостатке территории, тепла или света внутривидовая борьба обостряется, и наоборот, при избытке необходимых для жизни ресурсов ослабевает.

Борьба за существование. Формы борьбы за существование: внутривидовая, межвидовая, с неблагоприятными условиями.

? 1. Перечислите основные формы борьбы за существование.
2. Какие факты позволяют говорить о «давлении жизни»?
3. Почему внутривидовая борьба является самой напряженной формой борьбы за существование?

▶ На основе ваших собственных наблюдений подготовьте примеры, дающие описания борьбы за существование между организмами: а) одного вида; б) разных видов.

§ 58 Естественный отбор и его формы

1. Какие факторы внешней среды могут приводить к отбору организмов в природе?
2. Являются ли взаимоотношения между человеком и природой фактором отбора?

Учение о естественном отборе разработано Ч. Дарвином, который считал сам отбор результатом борьбы за существование, а его предпосылкой — наследственную изменчивость организмов.

Генетическая сущность естественного отбора заключается в избирательном сохранении в популяции определенных генотипов. Содержащийся в них наследственный материал передается следующим поколениям. Таким образом, ***естественный отбор*** можно определить как избирательное воспроизведение генотипов, которые в наилучшей степени отвечают сложившимся условиям жизни популяции. В 9 классе вы уже ознакомились с некоторыми примерами действия естественного отбора, которые можно наблюдать в эксперименте или в природе. Рассмотрим еще один опыт, показывающий, как в ходе естественного отбора осуществляется связь между фенотипами и генотипами в популяции. В природе существуют некоторые виды плодовых мушек, которые находят излюбленный корм либо на вершинах деревьев, либо на поверхности почвы, но никогда — посередине. Можно ли отбором вывести таких насекомых, которые летали бы либо только вниз, либо только вверх? На рисунке 73 изображена схема опыта, демонстрирующего влияние отбора на генетический состав популяций. Плодовых мушек помещали в лабиринт, состоящий из множества камер, в каждой из которых было устроено по два выхода — вверх и вниз. В каждой из камер животному следовало «решить», в каком направлении двигаться. Мушки, постоянно двигавшиеся вверх, оказывались, в конце концов, в верхнем выходе из лабиринта. Их тщательно отбирали для последующего содержания. Мушки, двигавшиеся вниз, оказывались в нижнем выходе из лабиринта, их также отбирали. Насекомых, оставшихся в камерах лабиринта, т. е. таких, у которых не было определенного направления движения, собирали и удаляли из опыта. «Верхних» и «нижних» мушек содержали и разводили отдельно друг от друга. Постепенно удалось создать популяции, все без исключения особи которых имели определенный стереотип поведения (движение вверх или вниз). Этот результат не был связан с появлением каких-либо новых генов, все

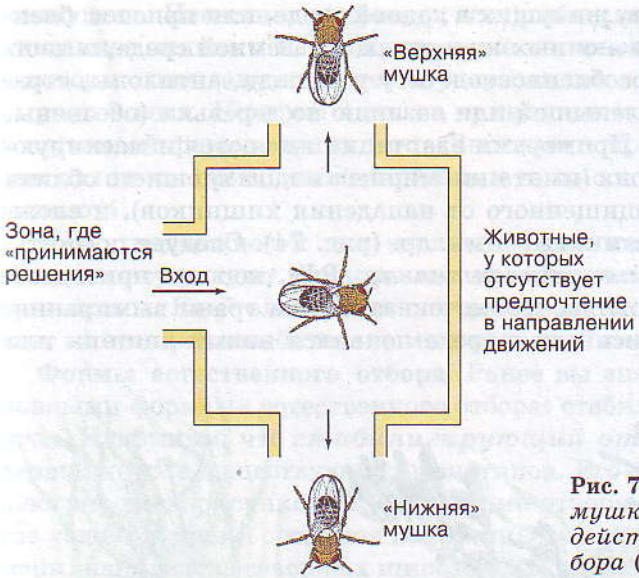


Рис. 73. *Опыты с плодовыми мушками, демонстрирующие действие естественного отбора (лабиринт)*

произошло только благодаря отбору, который воздействовал на уже имевшуюся в популяции изменчивость фенотипов (в данном случае — изменчивость характера поведения мушек). Таким образом, действие естественного отбора приводит к тому, что фенотипы начинают оказывать влияние на генофонд популяций. Что случится, если снять пресс естественного отбора? Для ответа на этот вопрос экспериментаторы позволили мушкам «верхнего» и «нижнего» ярусов размножаться вместе. Вскоре в популяции восстановился исходный баланс аллелей: часть особей двигалась вверх, часть вниз, иные не демонстрировали никаких предпочтений в отношении направления движения.

Естественный отбор изменяет состав генофонда, «убирая» из популяции особей, признаки и свойства которых не дают преимуществ в борьбе за существование. В результате отбора генетический материал «передовых» особей (т. е. обладающих свойствами, повышающими их шансы в борьбе за жизнь) начинает все больше и больше влиять на генофонд всей популяции.

В ходе естественного отбора порождаются удивительные и многообразные ***биологические адаптации*** (приспособления) организмов к условиям внешней среды, в которых протекает жизнь популяции. Например, общие адаптации, к которым относят приспособленность

к плаванию организмов, живущих в водной среде, или приспособленность конечностей позвоночных животных к наземной среде, и частные адаптации: приспособленность к бегу у лошади, антилопы, страуса, рытью у кротов, слепышей или лазанию по деревьям (обезьяны, дятлы, пищухи и др.). Примерами адаптации являются и маскирующая окраска, и мимикрия (имитация мирным видом внешнего облика животного, хорошо защищенного от нападения хищников), и сложные поведенческие инстинкты, и мн. др. (рис. 74). Следует помнить, что *всякая адаптация относительна*. Вид, хорошо приспособленный к данным условиям, может оказаться на грани вымирания, если условия изменились или в среде появился новый хищник или

Рис. 74. *Приспособления организмов к условиям существования: примеры маскировки и мимикрии*

конкурент. Известно, например, что рыбы, хорошо защищенные от хищников шипами и колючками, чаще попадают в сети рыболова, в которых они запутываются и удерживаются как раз из-за твердых выростов тела. Недаром один из принципов (эволюционного учения) в шутливой форме звучит так: «Выживают приспособленнейшие, но они являются приспособленнейшими только до тех пор, пока они выживают».

Итак, возможности для эволюционных изменений в популяции всегда присутствуют. До поры они проявляются лишь в изменчивости организмов. Как только начинает действовать отбор, популяция отвечает на это приспособительными изменениями.

Формы естественного отбора. Ранее вы знакомились с двумя основными формами естественного отбора: стабилизирующим и движущим. Напомним, что ***стабилизирующий отбор*** направлен на поддержание уже существующих фенотипов. Его действие можно проиллюстрировать рисунком 75. Эта форма отбора обычно действует там, где условия жизни остаются постоянными в течение длительного времени, например в северных широтах или на океанском дне.

Вторая форма естественного отбора — ***движущий***; в противоположность стабилизирующему эта форма отбора способствует изменениям организмов. Как правило, действие естественного отбора становится заметным через большие промежутки времени. Хотя иногда движущий отбор может проявляться очень быстро в ответ на неожиданные и сильные изменения внешних условий (рис. 76). Классический пример действия движущего отбора дает изучение перечных пядениц, меняющих окраску под влиянием выбросов сажи и закопчения стволов деревьев в индустриальных районах Англии в XIX в. (рис. 78).

Третьей формой естественного отбора является ***дизруптивный***, или ***разрывающий***. Разрывающий отбор приводит к возникновению в пределах популяций групп особей, различающихся по каким-либо признакам (окраске, поведению, пространству и пр.). Дизруптивный отбор способствует поддержанию в пределах популяций двух и более фенотипов и убирает промежуточные формы (рис. 77). Происходит своеобразный разрыв популяции по определенному признаку. Такое явление получило название ***полиморфизм***. Полиморфизм характерен для многих видов животных и растений. Например, у нерки — лососевой рыбы Дальнего Востока, проводящей жизнь в море, а размножающейся в небольших пресных озерах, соединенных с морем реками, имеется так называемая «жилая форма», представленная мел-

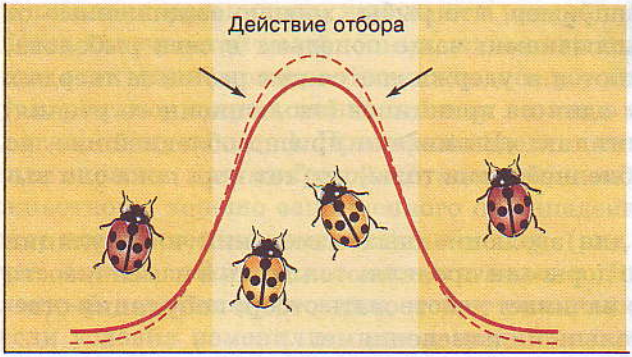


Рис. 75. *Действие стабилизирующего отбора*

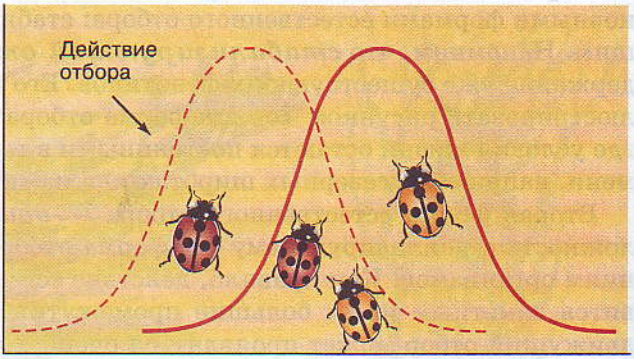


Рис. 76. *Действие движущего отбора*

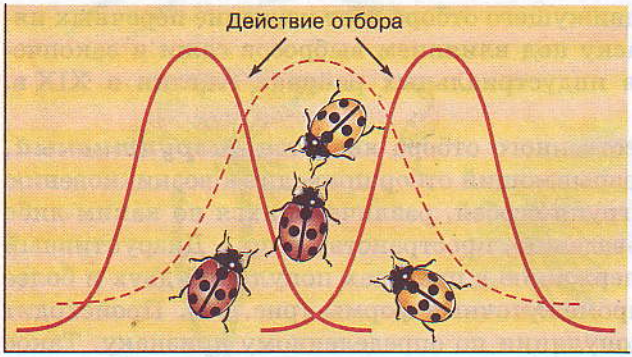


Рис. 77. *Действие дизруптивного отбора*

кими карликовыми самцами, никогда не покидающими озер. Среди некоторых видов птиц (поморники, кукушки и др.) распространены цветовые морфы. У двухточечной божьей коровки существует сезонный полиморфизм. Из двух цветовых форм «красные» божьи коровки

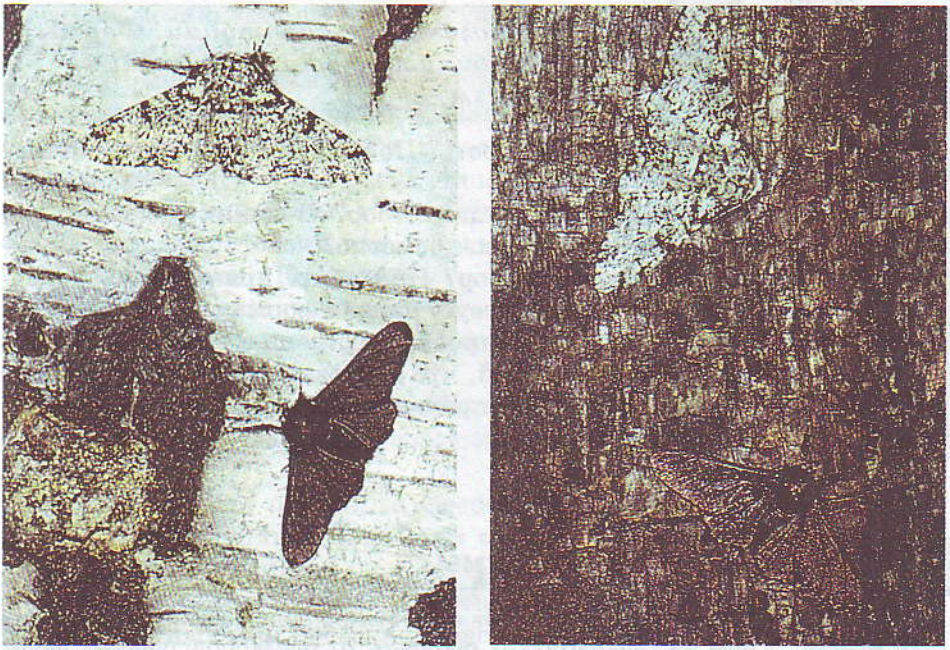


Рис. 78. *Темные и светлые пяденицы на стволах деревьев*

лучше выживают зимой, а «черные» — летом. Возникновение полиморфизма, видимо, во многом определяется разнородностью (сезонной или пространственной) условий жизни популяции, что порождает отбор, приводящий к возникновению специализированных (соответствующих разнородным условиям) форм в пределах одной популяции.

Творческая роль естественного отбора. Надо подчеркнуть, что роль естественного отбора сводится не только к отсеву отдельных нежизнеспособных организмов. Движущая форма естественного отбора сохраняет не отдельные признаки организма, а весь их комплекс, все присущие организму комбинации генов. Естественный отбор нередко сравнивают с деятельностью скульптора. Как скульптор из бесформенной глыбы мрамора создает произведение, поражающее гармоничностью всех его частей, так отбор создает приспособления и виды, убирая из генофонда популяции, неэффективные с точки зрения выживания генотипы. В этом состоит творческая роль естественного отбора, поскольку результатом его действия являются новые виды организмов, новые формы жизни.

Естественный отбор. Биологические адаптации. Формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий, дизруптивный. Полиморфизм.

? 1. Что такое приспособленность? Почему она имеет относительный характер?
2. Что такое стабилизирующий отбор? В каких условиях его действие проявляется наиболее заметно?
3. Что такое движущий отбор? Приведите примеры его действия. В каких условиях действует данная форма отбора?
4. В чем состоит творческая роль естественного отбора? Приведите пример, доказывающий, что действие отбора не ограничивается отсевом отдельных признаков, понижающих выживаемость организмов.

§ 59 Изолирующие механизмы

1. **В чем причина отличия организмов, обнаруженных Ч. Дарвином на Галапагосских островах, от близкородственных форм на материке?**
2. **Какие природные факторы изолируют некоторые популяции организмов от других популяций того же вида?**

Репродуктивная изоляция. Естественный отбор может приводить к возникновению и закреплению генетических свойств, отличающих популяции друг от друга. Как уже говорилось, внешне это проявляется в форме адаптаций (приспособлений) к конкретным условиям жизни. Например, популяции атлантической сельди в различных районах океана размножаются в разное время года. Имеются весенне-, летне-, осенне- и зимненерестующие сельди. Размножение каждой из них зависит от развития мелкого планктона, которым питаются личинки сельди. Популяции сельди размножаются обособленно в разные сезоны, так как в разных широтах массовое развитие планктона происходит в разное время года (весной, летом, осенью или зимой). Эти популяции относятся к одному виду и, несмотря на небольшие внешние различия и разные сроки размножения, могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Возможно, в будущем различия между ними достигнут такой степени, которая приведет к утрате способности особей разных популяций свободно скрещиваться друг с другом, или к ***репродуктивной изоляции*** между ними.

Какие механизмы лежат в основе репродуктивной изоляции? Происходит ли это просто в силу географического разобщения или существуют иные механизмы? Ответы на эти вопросы дают ключ к пониманию механизмов видообразования.

Изолирующие механизмы. В целом изолирующие механизмы подразделяются на два основных типа. К первому относят ***предзиготические механизмы***, т. е. предшествующие образованию зиготы, создающие препятствия для спаривания особей, относящихся к разным популяциям. Ко второму типу относят ***постзиготические механизмы***, действующие после образования зиготы, приводящие к снижению жизнеспособности или плодовитости гибридного потомства.

Предзиготические изолирующие механизмы подразделяют на группы в зависимости от факторов, создающих препятствие для спаривания особей.

Экологическая изоляция обеспечивается экологическими факторами, когда популяции занимают одну и ту же территорию, но различные местообитания и поэтому не встречаются друг с другом. *Временна́я изоляция* — разным временем размножения, если спаривание у животных или цветение у растений происходит в разное время года или в разное время суток. *Этологическая*, или *поведенческая*, *изоляция* — разным поведением в период размножения, что приводит к отсутствию взаимной привлекательности самца и самки. Наконец, различиями в размерах или форме половых органов или же в строении цветков достигается *механическая изоляция*.

Рассмотрим примеры. На Гавайских островах обитает два вида фруктовых мушек, которые внешне очень похожи. Оба вида обитают в одних и тех же местах, питаясь соком одного и того же древесного растения. Однако их экологическое положение различно. Первый вид проводит жизнь в кроне деревьев, питаясь соком, стекающим по стволам и ветвям верхних ярусов, а второй — в лесной подстилке, отыскивая лужицы накапавшего с дерева сока. Скрещивания между этими видами никогда не происходит из-за пространственной разобщенности, которая возникает вследствие разной экологической специализации.

Интересный пример поведенческой изоляции демонстрируют некоторые виды светлячков. Для каждого из совместно обитающих видов характерна своя световая траектория и свои типы испускаемых световых сигналов. Траектории могут быть зигзагообразными, прямыми или в форме петли, а световые пульсации короткими или длинными

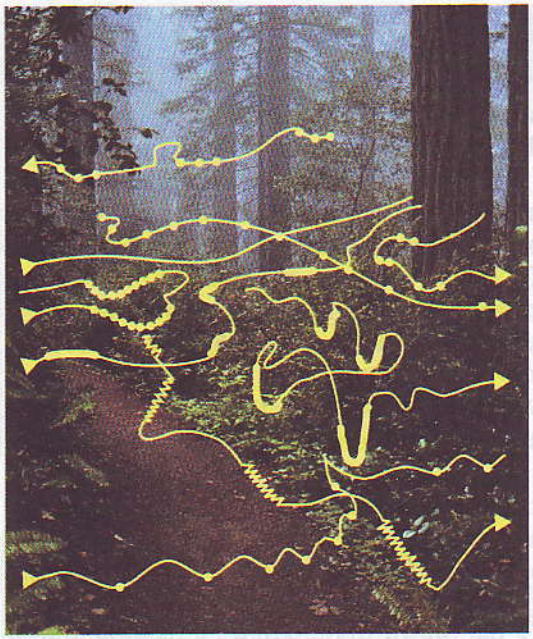


Рис. 79. *Различные типы световых сигналов у разных видов светлячков*

в виде устойчивых отблесков (рис. 79). При спаривании особи подбирают друг друга, строго ориентируясь на тип светового сигнала. Этот пример показывает, что изоляция между популяциями может закрепляться путем формирования определенных типов поведения (выработки рефлекторных реакций лишь на сигналы того определенного типа).

У многих животных период размножения начинается при строго определенных сочетаниях внешних факторов (например, температуры или освещенности). Эти факторы действуют как сигналы к началу спаривания. Различные виды реагируют на одни и те же факторы по-разному, что является причиной несовпадения сроков размножения. На рисунке 80 показаны различия в сроках размножения у разных видов амфибий, живущих в одних и тех же районах.

У животных с наружным оплодотворением (морских звезд и некоторых видов моллюсков) роль изолирующих факторов играют различия в строении специальных белковых молекул, которые связывают друг с другом сперму и яйцеклетки. Находясь на поверхности яйцеклеток, эти молекулы реагируют лишь на сперматозоиды «своего» вида, что исключает возможность слияния половых продуктов разных видов. У животных с внутренним оплодотворением эту роль выполняют различия в строении половых органов.

Постзиготические изолирующие механизмы также подразделяются на группы в зависимости от того, приводят ли они к нарушениям развития самих гибридов и в конечном счете к их нежизнеспособности или к неспособности гибридов производить полноценные гаметы.

Межвидовые гибриды обычно быстро погибают или остаются бесплодными. Например, мул — гибрид лошади и осла стерилен, он не

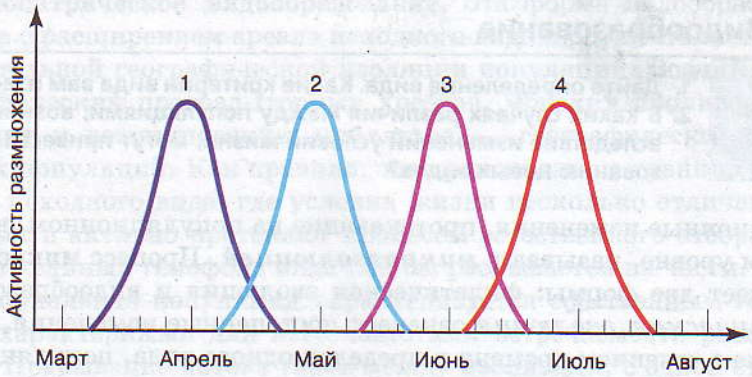


Рис. 80. *Несовпадение в сроках размножения как пример изолирующего механизма (1, 2, 3, 4 — разные виды амфибий)*

может произвести потомство из-за того, что его набор хромосом препятствует нормальному прохождению мейоза. Бесплодны гибриды зайца-беляка и зайца-русака, куницы и соболя.

Обычно репродуктивная изоляция между видами поддерживается несколькими механизмами. Временна́я изоляция чаще встречается у растений, а этологическая — у животных.

Репродуктивная изоляция. Изолирующие механизмы: предзиготические, постзиготические.

? 1. Что такое изолирующие механизмы? В чем значение изолирующих механизмов?
2. Какие виды изолирующих механизмов вам известны? Приведите примеры.
3. Почему гибриды различных видов организмов стерильны?

▶ Человек часто получает гибриды путем скрещивания разных видов. В рыбоводных хозяйствах, например, разводят бестера — гибрид белуги и стерляди. Во многих странах на сельскохозяйственных работах используют выносливого мула — гибрид лошади (кобылы) и осла (самца), а в Китае — лошака — гибрид ослицы с жеребцом, несмотря на то, что лошак отличается строптивостью, злобным нравом и плохо приручается.
Обсудите, могут ли гибридные формы, попав в дикую природу, привести к заметным изменениям генофонда диких популяций или нарушить экологическое равновесие.

§ 60 Видообразование

1. **Дайте определение вида. Какие критерии вида вам известны?**
2. **В каких случаях различия между популяциями, возникающие вследствие изменений условий жизни, могут привести к образованию новых видов?**

Эволюционные изменения, протекающие на популяционном, внутривидовом уровне, называют ***микроэволюцией***. Процесс микроэволюции имеет две формы: филетическая эволюция и видообразование. *Филетическая эволюция* означает постепенные изменения, происходящие с течением времени в пределах одного вида, популяции или группы популяций. Как правило, в результате этих изменений приспособленность организмов к среде возрастает.

Видообразование происходит в тех случаях, когда биологический вид расщепляется на два или более новых вида. Именно этот процесс обеспечивает огромное разнообразие органического мира.

Стадии видообразования. Видообразование обычно слагается из двух стадий: первая — возникновение репродуктивной изоляции, вторая — ее закрепление естественным отбором.

На первой стадии видообразования обмен генами между двумя популяциями данного вида должен быть прекращен; обычно это происходит в результате географического разделения, например возникновения между популяциями горной цепи, ледника, водной преграды и пр. Отсутствие обмена генами между двумя популяциями создает возможность для их генетической *дивергенции* (расхождения). Подобная дивергенция может возникать и в результате адаптации организмов к местным условиям, и в результате случайных изменений в составе генофонда каждой из популяций (см. § 56 «Изменения генофонда популяций»). По мере накопления генетических различий между изолированными популяциями, в силу изменений условий и образа жизни, возникают предзиготические изолирующие механизмы, например различия в сроках размножения, в поведении и т. д.

В дальнейшем разделение популяций может закрепиться за счет развития постзиготических изолирующих механизмов. Разделение видов становится необратимым. Процесс возникновения полной изоляции поддерживается естественным отбором.

Конкретные пути возникновения новых видов могут быть различны. В целом различают две основные формы видообразования: *аллопатрическое* и *симпатрическое*.

Аллопатрическое видообразование. Эта форма видообразования связана с расширением ареала исходного вида и осуществляется в ходе длительной географической изоляции популяций. Возникновение географических преград (горных хребтов, морских проливов и пр.) приводит к возникновению *изолятов* — географически изолированных популяций. Как правило, это происходит на границе области ареала исходного вида, где условия жизни несколько отличаются от обычных и активно протекают процессы естественного отбора. В результате единый генофонд вида как бы разрывается на части. Всякая территориальная популяция характеризуется собственным генофондом с характерными для него частотами встречаемости разных аллелей. Прерывание потока генов между изолятами, с одной стороны, и действие естественного отбора, с другой, приводят, в конце концов, к их репродуктивной изоляции и образованию самостоятельных видов. Такое видообразование, связанное с пространственной разобщенностью популяций, называют также ***географическим***. Схема географического видообразования представлена на рисунке 81.

Ранее вы уже ознакомились с примерами географического видообразования, рассматривая возникновение современных видов ландыша от исходного вида, обитавшего миллионы лет назад в широколист-

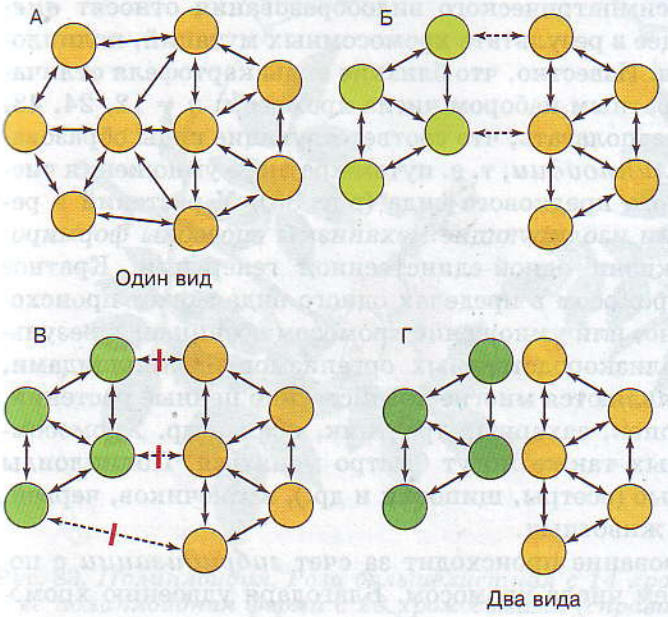


Рис. 81. *Схема географического видообразования: А — локальные популяции одного вида; Б — разделение популяций на две группы; В — прекращение обмена генами между популяциями; Г — завершение видообразования*

венных лесах Европы. Нашествие ледника разорвало единый ареал ландыша на несколько частей. Он сохранился на лесных территориях, избежавших оледенения: на Дальнем Востоке, юге Европы, в Закавказье. Когда ледник отступил, ландыш вновь распространился в Европе, образовав новый вид, более крупный, с широким венчиком, а на Дальнем Востоке — вид с красными черешками и восковым налетом на листьях.

Симпатрическое видообразование. Симпатрическое видообразование связано с зарождением в рамках исходной популяции новой формы. Такое зарождение может происходить в результате экологической (например, пищевой) специализации, поэтому данную форму видообразования часто называют ***экологической***. Полагают, что пять видов синиц образовались в связи с пищевой специализацией: по выбору мест кормежки, по составу поедаемых кормов, по способам их поиска и добычи. Например, синица большая долбит ветви и древесные стволы; мелкие виды (лазоревка) — только стебли травянистых растений. Самые мелкие виды (московки, хохлатые синицы) чаще обследуют в поисках корма концевые ветви деревьев. Синица большая питается крупными насекомыми; лазоревка, гаичка и московка добывают мелких насекомых в щелях коры и в почках; хохлатая синица питается семенами хвойных деревьев (рис. 82).

К другой форме симпатрического видообразования относят ***внезапное***, происходящее в результате хромосомных мутаций, полиплоидии и гибридизации. Известно, что близкие виды картофеля отличаются между собой кратным набором числа хромосом: n = 12, 24, 48, 72. Это позволяет предполагать, что соответствующие виды образовались в результате *полиплоидии*, т. е. путем кратного умножения числа хромосом исходного предкового вида (рис. 83). У растений в результате полиплоидии изолирующие механизмы способны формироваться в течение жизни одной-единственной генерации. Кратное возрастание числа хромосом в пределах одного вида может происходить самопроизвольно; или умножение хромосом возникает в результате скрещивания близкородственных организмов. Полиплоидами, помимо картофеля, являются многие хозяйственно ценные растения, например табак, хлопок, сахарный тростник, кофе и др. Хромосомные наборы животных также могут быстро меняться. Полиплоиды встречаются среди рыб (осетры, щиповки и др.), кузнечиков, червей, насекомых и других животных.

Иногда видообразование происходит за счет *гибридизации* с последующим удвоением числа хромосом. Благодаря удвоению хромо-

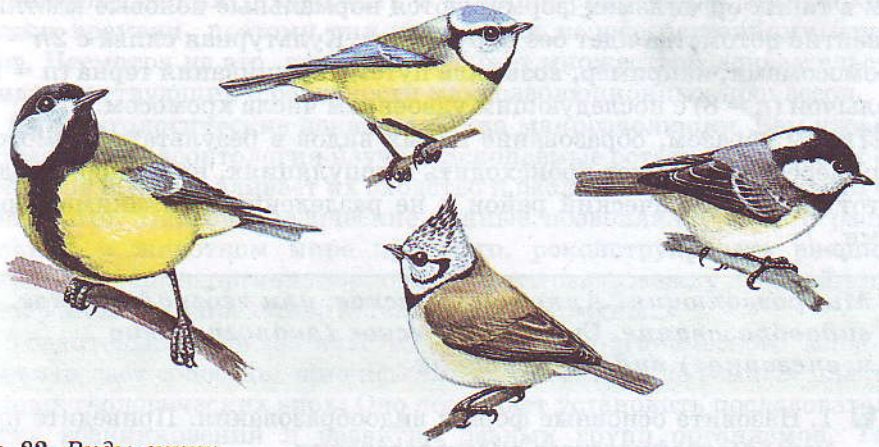


Рис. 82. *Виды синиц*

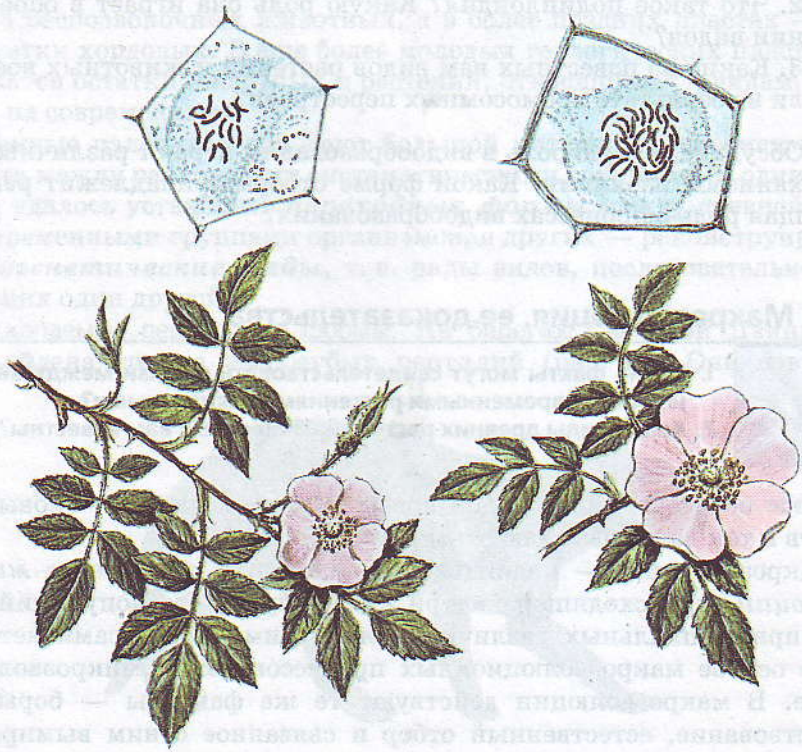


Рис. 83. *Полиплоидия. Роза большелистная с 14 хромосомами (слева) и ее полиплоидная форма с 28 хромосомами (справа)*

сом в таких организмах формируются нормальные половые клетки и развитие потомства идет без нарушений. Культурная слива с $2n = 48$ хромосомами, например, возникла путем скрещивания терна ($n = 16$) с алычой ($n = 8$) с последующим удвоением числа хромосом.

Таким образом, образование новых видов в результате хромосомных перестроек может происходить в популяциях, населяющих один и тот же географический район и не разделенных никакими барьерами.

Микроэволюция. Аллопатрическое, или географическое, видообразование. Симпатрическое (экологическое и внезапное) видообразование.

? 1. Назовите основные формы видообразования. Приведите примеры географического видообразования.
2. Что такое полиплоидия? Какую роль она играет в образовании видов?
3. Какие из известных вам видов растений и животных возникли в результате хромосомных перестроек?

▶ Обсудите, какую роль в видообразовании играют различные механизмы изоляции. Какой форме отбора принадлежит решающая роль в процессах видообразования?

§ 61 Макроэволюция, ее доказательства

1. **Какие факты могут свидетельствовать о связи между вымершими и современными растениями и животными?**
2. **Какие виды древних растений и животных вам известны?**

Процесс образования из видов новых родов, из родов — новых семейств и так далее называют ***макроэволюцией***.

Макроэволюция — надвидовая эволюция, в отличие от *микроэволюции*, происходящей внутри вида, внутри его популяций. Однако принципиальных различий между этими процессами нет, так как в основе макроэволюционных процессов лежат микроэволюционные. В макроэволюции действуют те же факторы — борьба за существование, естественный отбор и связанное с ним вымирание. Макроэволюция, так же как микроэволюция, носит дивергентный характер.

Макроэволюция происходит в исторически грандиозные промежутки времени, поэтому она недоступна непосредственному изучению. Несмотря на это, наука располагает множеством доказательств, свидетельствующих о реальности макроэволюционных процессов.

Палеонтологические доказательства макроэволюции. Вам уже известно, что палеонтология изучает ископаемые остатки вымерших организмов и устанавливает их сходство и различия с современными организмами. Палеонтологические данные позволяют узнать о растительном и животном мире прошлого, реконструировать внешний облик вымерших организмов, обнаружить связь между древнейшими и современными представителями флоры и фауны.

Убедительные доказательства изменений органического мира во времени дает сопоставление ископаемых остатков из земных пластов разных геологических эпох. Оно позволяет установить последовательность возникновения и развития разных групп организмов. Так, например, в самых древних пластах находят остатки представителей типов беспозвоночных животных, а в более поздних пластах — уже и остатки хордовых. В еще более молодых геологических пластах содержатся остатки животных и растений, относящихся к видам, похожим на современные.

Данные палеонтологии дают большой материал о преемственных связях между различными систематическими группами. В одних случаях удалось установить ***переходные формы*** между древнейшими и современными группами организмов, в других — реконструировать ***филогенетические ряды***, т. е. ряды видов, последовательно сменяющих один другой.

Ископаемые переходные формы. На берегах Северной Двины была найдена группа зверозубых рептилий (рис. 84). Они совмеща-

Рис. 84. *Зверозубая рептилия — переходная форма от рептилии к млекопитающим*

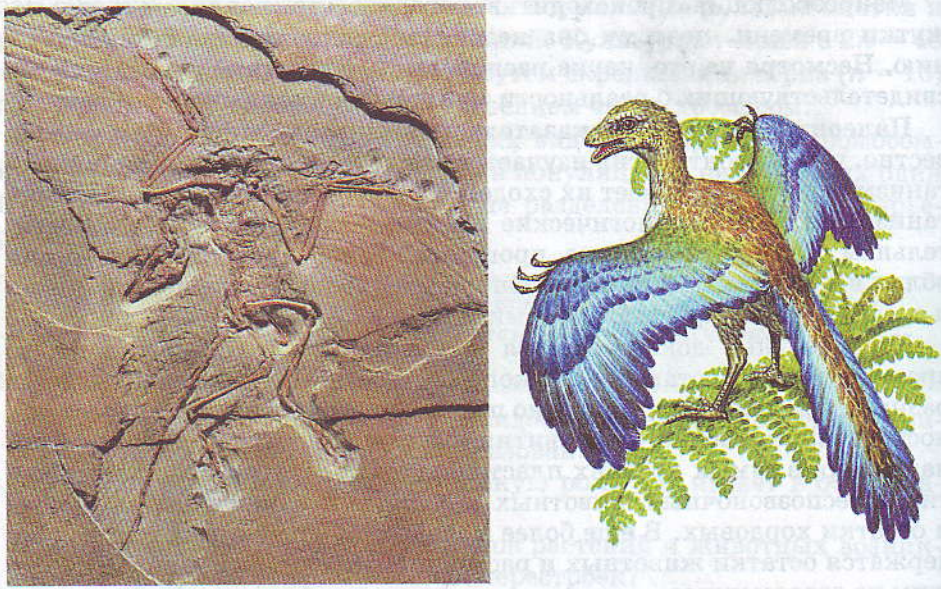


Рис. 85. *Археоптерикс и его отпечаток на камне (слева)*

ли признаки млекопитающих и пресмыкающихся. Зверозубые рептилии имеют сходство с млекопитающими в строении черепа, позвоночника и конечностей, а также в делении зубов на клыки, резцы и коренные.

Большой интерес с эволюционной точки зрения представляет находка археоптерикса (рис. 85). Это животное величиной с голубя имело признаки птицы, но сохраняло еще черты пресмыкающихся. Признаки птиц: задние конечности с цевкой, наличие перьев, общий вид. Признаки пресмыкающихся: длинный ряд хвостовых позвонков, брюшные ребра и наличие зубов. Археоптерикс не мог быть хорошим летуном, так как у него слабо развиты грудная кость (без киля), грудные мышцы и мышцы крыльев. Позвоночник и ребра не являлись жесткой костной системой, устойчивой при полете, как у современных птиц. Археоптерикса можно считать переходной формой между пресмыкающимися и птицами. Переходные формы сочетают в себе одновременно признаки как древних, так и более эволюционно молодых групп. Еще одним примером служат ихтиостеги — переходная форма между пресноводными кистеперыми рыбами и земноводными (рис. 86).

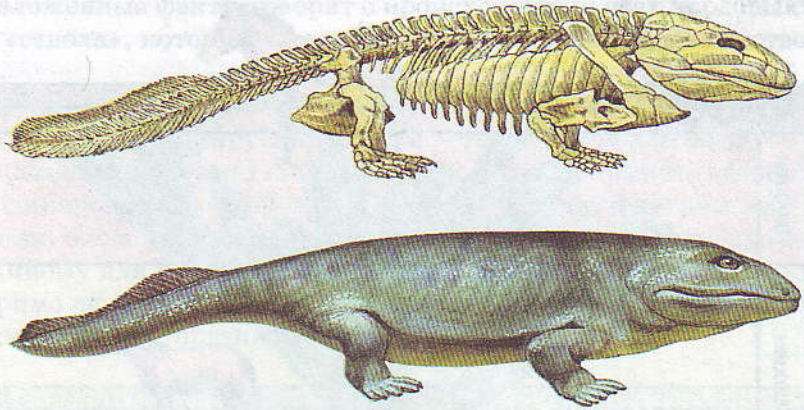


Рис. 86. *Ихтиостег*

Филогенетические ряды. По целому ряду групп животных и растений палеонтологам удалось воссоздать непрерывные ряды форм от древнейших до современных, отражающие их эволюционные изменения. Отечественный зоолог *В. О. Ковалевский* (1842—1883) воссоздал филогенетический ряд лошадей. На рисунке 87, передающем последовательные изменения этих животных, видно, как по мере перехода к быстрому и длительному бегу уменьшалось число пальцев на конечностях и одновременно увеличивались размеры животного. Эти изменения явились следствием изменений образа жизни лошади, перешедшей на питание исключительно растительностью, в поисках которой было необходимо перемещаться на большие расстояния. Считается, что на все эти эволюционные преобразования ушло 60—70 млн лет.

Эмбриологические доказательства макроэволюции. Убедительные доказательства степени родства между организмами представляет эмбриология, изучающая зародышевое развитие организмов. Еще Ч. Дарвин отметил наличие взаимосвязей между индивидуальным развитием организма (*онтогенезом*) и их эволюционным развитием (*филогенезом*). Эти связи были подробно изучены последующими исследователями.

Подавляющее большинство организмов развиваются из оплодотворенного яйца. Проследим последовательные стадии развития зародышей рыбы, ящерицы, кролика, человека. Удивительное сходство касается формы тела, наличия хвоста, зачатков конечностей, жаберных карманов по бокам глотки (см. рис. 71). Во многом сходна на этих

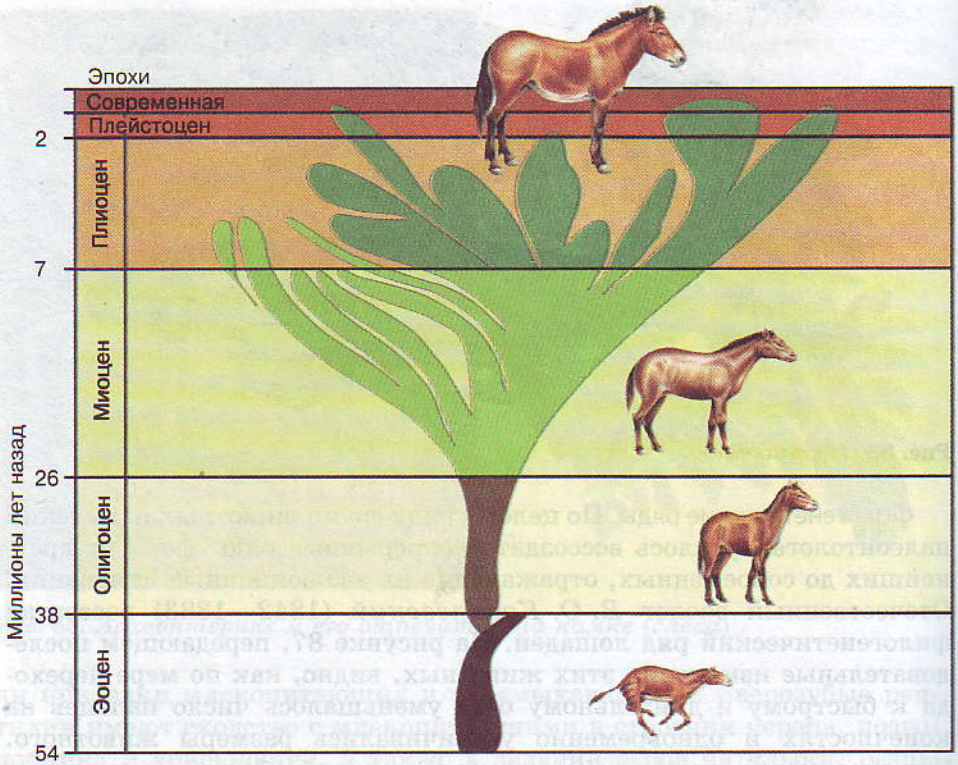


Рис. 87. *Эволюция лошади*

ранних стадиях и внутренняя организация зародышей. У всех сначала имеется хорда, затем позвоночник из хрящевых позвонков, кровеносная система с одним кругом кровообращения (как у рыб), одинаковое строение почек и др.

По мере развития сходство между зародышами ослабевает, все более четко проявляются черты тех классов, к которым они принадлежат. У ящерицы, кролика и человека зарастают жаберные карманы; у зародыша человека особенно сильно развивается головной отдел, включающий мозг, формируются пятипалые конечности, а у зародышей рыбы — плавники. По мере эмбрионального развития последовательно происходит расхождение признаков зародышей, приобретающих черты, характеризующие класс, отряд, род и, наконец, вид, к которому они принадлежат.

Изложенные факты говорят о происхождении всех хордовых от одного «ствола», который в ходе эволюции распался на множество «ветвей».

Другие доказательства. Из курсов биологии 7—8 классов вы знаете об общем плане строения позвоночных. Для подавляющего числа организмов характерно клеточное строение. Принципы деления клеток одинаковы у всех эукариот. Осуществление генетического кодирования, биосинтеза белков и нуклеиновых кислот также происходит по единому для всего живого на Земле механизму. Все эти факты неоспоримо свидетельствуют о едином плане строения и общности происхождения всех организмов.

Макроэволюция. Переходные формы. Филогенетические ряды.

? 1. Что такое макроэволюция? Что общего между макро- и микроэволюцией?
2. Какие доказательства макроэволюции дают нам палеонтологические данные? Приведите примеры переходных форм.
3. В чем состоит значение реконструкции филогенетических рядов?

§ 62 Система растений и животных — отображение эволюции

1. **Кем разработаны основы современной классификации организмов?**
2. **Перечислите систематические группы животных и растений, известных вам из курса зоологии и ботаники.**

Данные систематики используют для доказательства эволюции, так как они устанавливают родство между таксонами.

Систематические группы. В современной системе классификации организмы распределяют по ряду систематических категорий: *вид*, *род*, *семейство*, *отряд* (*порядок* для растений), *класс*, *тип* (*отдел* для растений) и др.

Виды формируют роды, роды — семейства, семейства — отряды и т. д. Каждая последующая категория отражает сходство все более и более общих характеристик входящих в нее организмов. К общим свойствам животных, входящих в класс млекопитающих, относятся

следующие: все они являются позвоночными, характеризуются относительным постоянством температуры тела и имеют молочные железы для вскармливания детенышей. К отряду хищников причисляют зверей, питающихся животной пищей и имеющих для этого специальные приспособления (клыки, когти и другие). По внешнему виду и образу жизни хищные подразделяются на семейства: собаки, медведи, куньи и др. Сходные группы внутри семейства формируют роды, которые состоят из отдельных видов.

На Галапагосских островах, например, вьюрки представлены тремя родами: земляные, древесные и славковые. Земляные вьюрки гнездятся в засушливой зоне и кормятся на открытых местах; древесные — гнездятся в засушливой зоне и кормятся на деревьях; славковые — занимают разные местообитания. Главный признак, по которому различают виды вьюрков, — строение клюва (рис. 88); им определяется экологическая специализация вида. Так, на цветках кактуса питается кактусовый земляной вьюрок, у которого длинный клюв и расщепленный язык. У большого земляного вьюрка толстый массивный клюв, отлично справляющийся с крупными семенами. Дятловый древесный вьюрок получил свое название за прямой, как у дятла, клюв, которым он долбит древесную кору, ползая вверх и вниз по

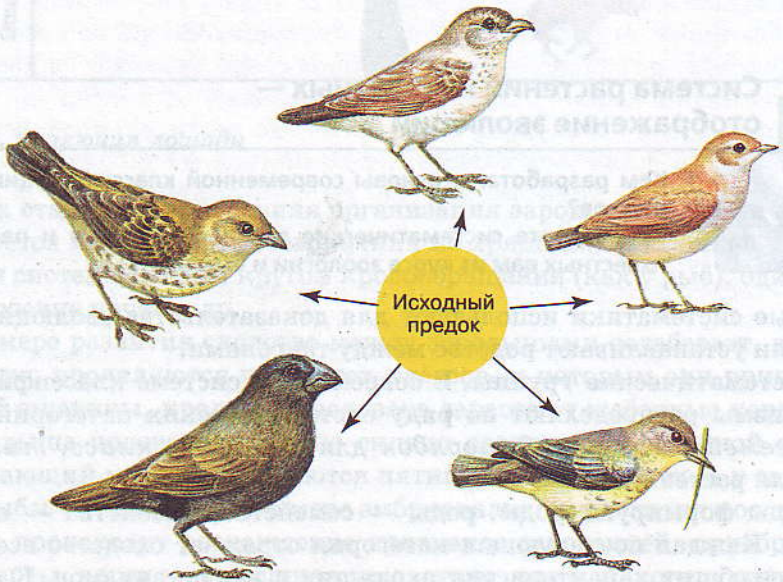


Рис. 88. *Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах*

стволу. Отсутствие длинного языка он восполняет кактусовой иглой или веточкой, удерживая ее в клюве и выковыривая насекомых из отверстия в коре, которое он выдолбил.

Принципы современной классификации. Основы научной систематики заложил еще в XVIII в. К. Линней. Принципы классификации Линнея действуют и ныне.

В любом видовом названии присутствует имя рода. Род объединяет наиболее близкие виды организмов. Выделяют, например, такие роды, как кошки, лошади, дубы и др. Первоначально для видового названия к имени рода прибавлялись фразы, которыми описывались характерные видовые признаки. Например, дуб красный назывался «дуб с листьями, имеющими глубокие прорези, оканчивающимися волосоподобными зубчиками». Позднее, после работ Линнея, укоренилось двойное, или ***биноминальное***, название видов. Первое слово представляет собой имя рода, например «Собака», второе — название вида: «Собака домашняя», «Дуб красный» и т. д. Такая система названий существует около 200 лет.

Современная система классификации учитывает признаки родства видов как с ныне живущими, так и с уже вымершими видами. Каждая таксономическая категория соответствует группе организмов, которые имеют общего предка. Такая система классификации отражает естественную общность организмов и поэтому называется ***естественной***. Естественные классификации позволяют предсказывать наличие у организмов тех или иных свойств в зависимости от их положения в системе.

Взаимоотношения между основными группами современных организмов, сложившиеся в процессе эволюции, представляют собой подобие взаимоотношений ветвей могучего дерева. Родословное древо в целом и его ветвление отчетливо выявляют общий характер макроэволюции: развитие живых существ от менее сложных к более сложным, дивергентный и приспособительный ход эволюции.

Биноминальное название видов. Естественная классификация.

? 1. Перечислите основные систематические группы, используемые при классификации растений и животных.
2. Как можно использовать данные систематики для доказательства эволюции организмов?
3. Почему современная классификация называется естественной?

§ 63 Главные направления эволюции органического мира

1. Что такое эволюция?
2. Какие эволюционные изменения называют микроэволюцией, а какие — макроэволюцией?

Типы эволюционных изменений. К основным типам эволюционных изменений относятся: *параллелизм*, *конвергенция* и *дивергенция*.

Параллелизм — эволюционное изменение, результатом которого является образование сходных признаков у родственных организмов. Например, среди млекопитающих китообразные и ластоногие независимо друг от друга перешли к обитанию в водной среде и приобрели соответствующие приспособления — ласты. Известное общее сходство имеют неродственные млекопитающие тропического пояса, обитающие на разных континентах, в близких климатических условиях (рис. 89).

Конвергенция — тип эволюционного изменения, в результате которого сходные признаки приобретают неродственные организмы (рис. 90). Два или более вида, не связанные близким родством, становятся все более и более похожими друг на друга. Такой тип эволюционных изменений является результатом приспособлений к сходным условиям внешней среды.

Конвергентные изменения затрагивают лишь органы, непосредственно связанные с одними и теми же факторами среды. Очень похожи внешне хамелеоны и лазающие агамы, обитающие на ветвях деревьев, хотя относятся они к разным подотрядам. У сумчатых и плацентарных млекопитающих вследствие сходного образа жизни независимо друг от друга возникли сходные черты строения. Похожи европейский крот и сумчатый крот, сумчатый летун и белка-летяга. Конвергентное сходство наблюдается даже у групп животных, очень далеко отстоящих друг от друга в систематическом положении. У птиц и у бабочек имеются крылья, но происхождение этих органов различно. В первом случае — это измененные конечности, во втором — складки кожи.

Дивергенция — наиболее общий тип эволюционного процесса, основа образования новых систематических групп. Дивергенция (от лат. divergantia — расхождение) — расходящаяся эволюция. Процесс дивергенции представляют обычно в виде эволюционного древа с рас-

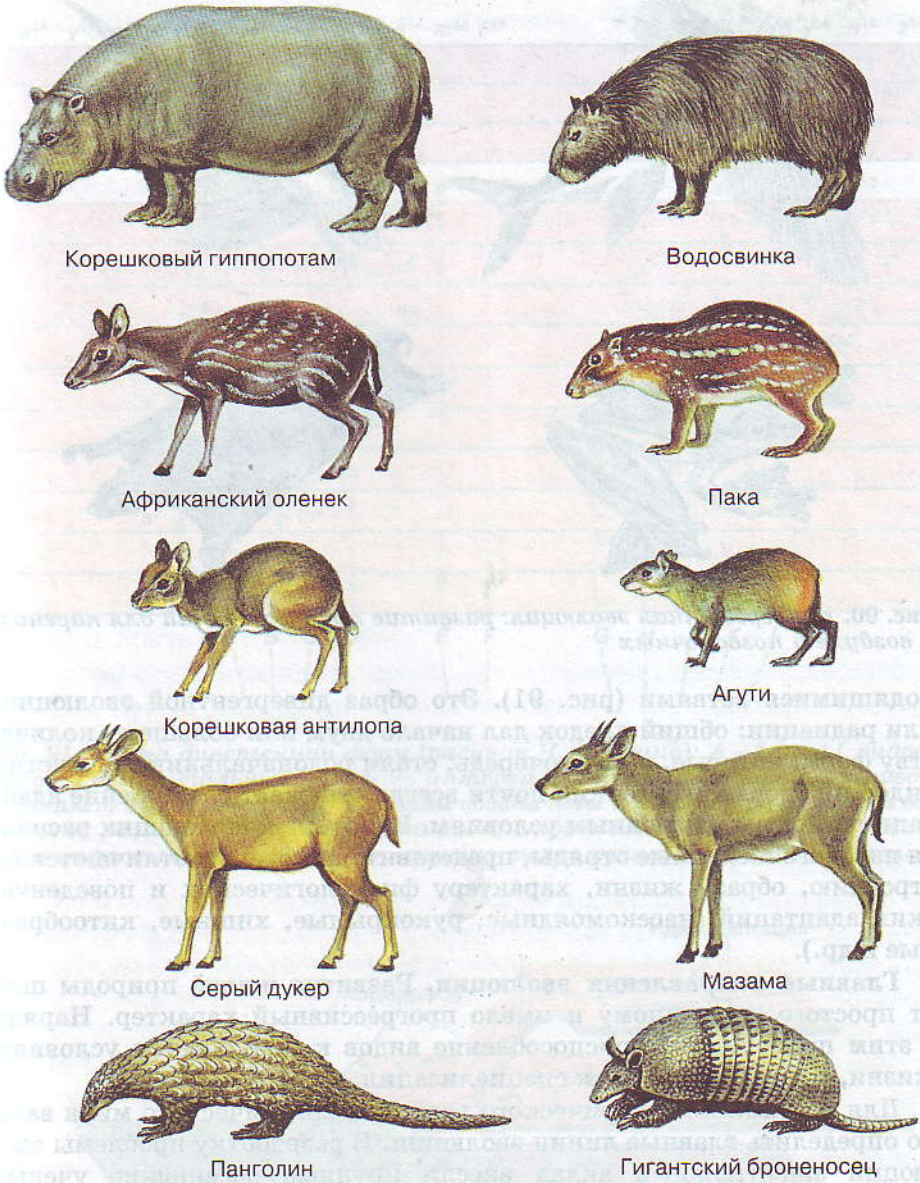


Рис. 89. *Параллелизм в строении тела млекопитающих, населяющих дождевые леса Африки и Южной Америки*

Рис. 90. *Конвергентная эволюция: развитие приспособлений для парения в воздухе у позвоночных*

ходящимися ветвями (рис. 91). Это образ дивергентной эволюции, или радиации: общий предок дал начало двум или большему количеству форм, которые, в свою очередь, стали родоначальниками многих видов и родов. Дивергенция почти всегда отражает расширение адаптации к новым жизненным условиям. Класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, представители которых отличаются по строению, образу жизни, характеру физиологических и поведенческих адаптаций (насекомоядные, рукокрылые, хищные, китообразные и др.).

Главные направления эволюции. Развитие живой природы шло от простого к сложному и имело прогрессивный характер. Наряду с этим происходило приспособление видов к конкретным условиям жизни, осуществлялась их специализация.

Для понимания исторического развития органического мира важно определить главные линии эволюции. В разработку проблемы эволюции значительный вклад внесли крупные российские ученые *А. Н. Северцов* и *И. И. Шмальгаузен*. Они установили, что главные направления эволюции составляют *ароморфозы*, *идиоадаптации* и *дегенерации* (рис. 92).

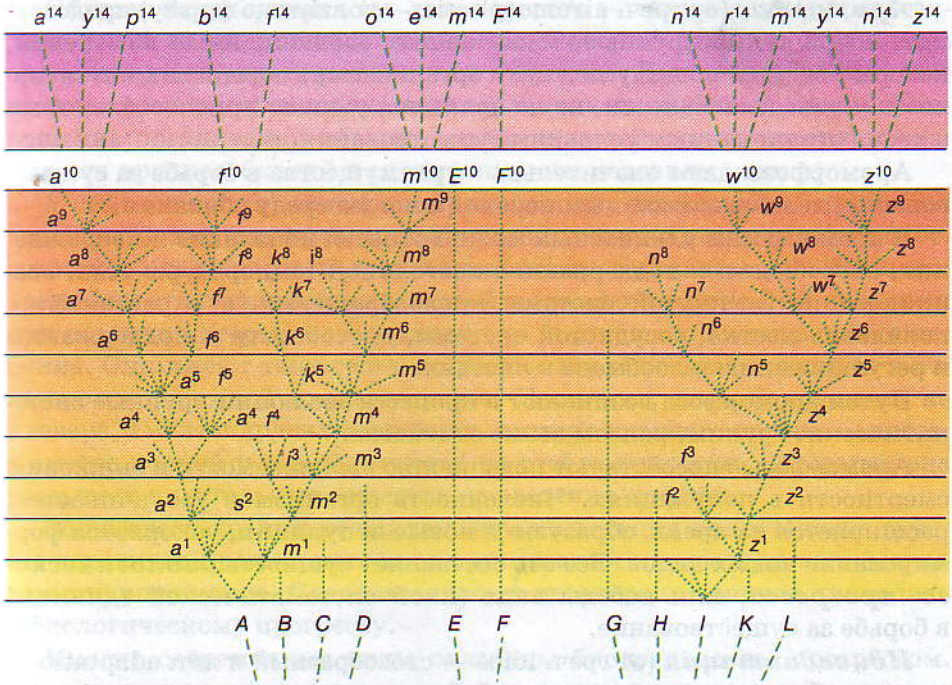


Рис. 91. *Схема дивергенции форм (рисунок Ч. Дарвина): A—L — 11 видов рядов. Горизонтальные линии — интервалы, каждый из которых представляет 1000 поколений. Точками обозначены линии встречаемости во времени различных форм каждого вида; строчными латинскими буквами с цифровыми индексами — «хорошо выявляющиеся» разновидности*

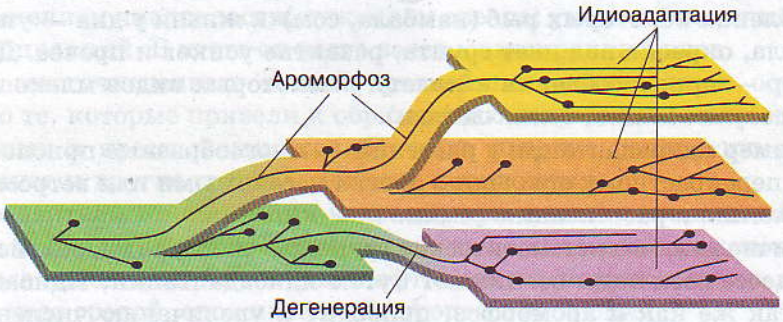


Рис. 92. *Схема соотношений между ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией*

Ароморфоз (от греч. airomorphosis — поднимаю форму) представляет собой такие крупные, масштабные, эволюционные изменения, которые ведут к общему подъему организации, повышают интенсивность жизнедеятельности, но не являются узкими приспособлениями к резко ограниченным условиям существования.

Ароморфозы дают значительные преимущества в борьбе за существование, делают возможным переход в новую среду обитания.

К ароморфозам у животных можно отнести появление живорождения, способности к поддержанию постоянной температуры тела, возникновение замкнутой системы кровообращения, а у растений — появление цветка, сосудистой системы, способности к поддержанию и регулированию газообмена в листьях.

Путем ароморфоза возникают в процессе эволюции крупные систематические группы, рангом выше семейства.

Ароморфозы способствуют повышению выживаемости и снижению смертности в популяциях. Численность организмов увеличивается, расширяется их ареал, образуются новые популяции, ускоряется формирование новых видов. Все это составляет сущность ***биологического прогресса***, или победы вида (иной систематической единицы) в борьбе за существование.

Идиоадаптация (от греч. idios — своеобразный и лат. adaptatio — приспособление) представляет собой мелкие эволюционные изменения, которые повышают приспособленность организмов к определенным условиям среды обитания. В противоположность ароморфозу идиоадаптация не сопровождается изменением основных черт организации, общим подъемом ее уровня и повышением интенсивности жизнедеятельности организма.

Примеры идиоадаптаций — защитная окраска животных или приспособления некоторых рыб (камбала, сом) к жизни у дна — уплощение тела, окраска под цвет грунта, развитие усиков и прочее. Другой пример — приспособления к полету у некоторых видов млекопитающих (летучие мыши, белки-летяги).

Пример идиоадаптации у растений — многообразные приспособления к перекрестному опылению цветка насекомыми или ветром, приспособления к рассеиванию семян.

Обычно мелкие систематические группы — виды, роды, семейства — в процессе эволюции возникают путем идиоадаптации. Идиоадаптация, так же как и ароморфоз, приводит к увеличению численности вида, расширению ареала, ускорению видообразования, т. е. к биологическому прогрессу.

Общая дегенерация (от лат. degenero — вырождение) представляет собой эволюционные изменения, которые ведут к упрощению организации, к утрате ряда систем и органов. Дегенерация часто связана с переходом к сидячему или паразитическому образу жизни. Упрощение организации обычно сопровождается возникновением различных приспособлений к специфическим условиям жизни.

У свиного цепня, лентеца широкого и других червей — паразитов человека — нет кишечника, слабо развита нервная система, почти отсутствует способность к самостоятельному передвижению. Но одновременно у паразитических червей появляются присоски, крючки, при помощи которых они держатся на стенках кишечника своего хозяина. Они имеют также сильно развитые органы размножения и отличаются огромной плодовитостью. Повилика, паразитирующая на клевере, хмеле и других растениях, лишена главного органа — листа, а вместо корней у нее образуются на стебле присоски, которыми она всасывает питательные вещества из растения-хозяина.

Общая дегенерация не исключает процветания вида. Многие группы паразитов процветают, хотя организация их претерпевает значительное упрощение. Следовательно, и дегенерация может приводить к биологическому прогрессу.

Многие современные виды охвачены биологическим прогрессом. Например, еще сто лет назад граница распространения зайца-русака на севере доходила до линии С.-Петербург — Казань, а к востоку — до реки Урал. В настоящее время он распространился на севере — до Центральной Карелии и на востоке — до Омска. Сейчас известно около 20 его подвидов.

В природе, наблюдается и ***биологический регресс***. Он характеризуется чертами, противоположными биологическому прогрессу: уменьшением численности; сужением ареала; уменьшением числа видов, популяций. В итоге он часто ведет к вымиранию видов.

Из многочисленных ветвей древнейших земноводных остались только те, которые привели к образованию современных классов земноводных и пресмыкающихся. Исчезли древние папоротникообразные, многие другие группы растений и животных.

С развитием цивилизации человека причины биологического прогресса и биологического регресса все чаще связаны с изменениями, которые человек вносит в ландшафты Земли, нарушая связи живых существ со средой, сложившиеся в процессе эволюции.

Деятельность человека является мощным фактором биологического прогресса одних видов, нередко вредных для него, и биологи-

ческого регресса других, нужных и полезных ему. Вспомните появление многих видов насекомых, устойчивых к ядохимикатам, болезнетворных микробов, устойчивых к действию лекарств, бурное развитие сине-зеленых водорослей в сточных водах. При посевах человек вторгается в живую природу, уничтожает на больших площадях множество диких популяций, заменяя их немногочисленными искусственными. Усиленное истребление человеком многих видов ведет к их биологическому регрессу, который грозит им вымиранием.

Соотношение путей эволюции. Пути эволюции крупных систематических групп (например, типов и классов) очень сложны. Нередко в развитии этих групп происходит последовательная смена одного пути эволюции другим. Из всех рассмотренных путей достижения биологического прогресса наиболее редки ароморфозы, поднимающие ту или иную систематическую группу на качественно новый, более высокий уровень развития. Ароморфозы можно рассматривать как переломные пункты развития жизни. Для групп, подвергнувшихся соответствующим морфофизиологическим преобразованиям, открываются новые возможности в освоении внешней среды.

За каждым ароморфозом следует множество идиоадаптаций, которые обеспечивают более полное использование всех имеющихся ресурсов и освоение новых местообитаний.

Птицы и млекопитающие заняли господствующее положение среди наземных животных. Приобретение постоянной температуры тела (ароморфоз) позволило им выжить в условиях оледенения и проникнуть далеко в холодные страны, далее эволюция продолжалась путем идиоадаптаций, которые привели к возникновению новых видов, освоивших различные местообитания.

Есть систематические группы, которые развиваются по пути общей дегенерации. Этот путь развития может осуществляться при попадании организмов в постоянную, сравнительно однородную среду, например при паразитическом образе жизни.

Параллелизм. Конвергенция. Дивергенция. Ароморфоз. Идиоадаптация. Общая дегенерация. Биологический прогресс. Биологический регресс.

? 1. Назовите основные характеристики биологического прогресса и биологического регресса.

2. Перечислите главные типы эволюционных изменений, дайте их характеристику.

3. Каковы основные направления эволюции?

Краткое содержание главы

Эволюционная идея состоит в утверждении того, что живые существа постепенно изменяются с течением времени. Ч. Дарвин раскрыл главные движущие силы эволюции: наследственность, изменчивость и естественный отбор.

Наследственность — свойство всех организмов сохранять и передавать свойства родителей потомству. Изменчивость — свойство организмов приобретать новые признаки. Согласно Ч. Дарвину, изменчивость жизненных форм соответствует изменениям условий среды, в которых проходит их жизнь.

Наличие передовых свойств позволяет организмам оказываться победителями в борьбе за существование. Выживая, они имеют преимущество в передаче передовых свойств потомству. Дарвин назвал этот процесс естественным отбором.

Наследственная изменчивость постоянно поддерживается появлением мутаций и генетической рекомбинацией — непрерывным процессом перетасовки генов в процессе образования зигот.

Ученые определяют микроэволюцию как направленные изменения генофонда популяции, характеристикой которого являются частоты встречаемости тех или иных генов. Факторы и механизмы, которыми контролируются изменения генофонда, изучает популяционная генетика.

Естественный отбор уничтожает менее приспособленные генотипы, следствием чего является увеличение приспособленности популяций к условиям среды. Стабилизирующий отбор направлен на поддержание уже существующих свойств организмов. Движущий отбор способствует изменениям свойств организмов. Дизруптивный отбор ведет к возникновению полиморфизма, обеспечивающего возможность существования в разнообразных условиях среды.

Механизмы репродуктивной изоляции (изолирующие механизмы) приводят к ограничениям обмена генетическим материалом между популяциями. Закрепление репродуктивной изоляции поддерживается естественным отбором.

Новый вид может возникнуть вследствие расчленения ареала популяции или группы популяций физическими барьерами. Такой способ появления новых видов называется аллопатрическим видообразованием. Обычно оно наблюдается в периферической части ареала исходного вида. Второй способ видообразования называется симпатрическим. В этом случае изолирующие механизмы одной группы живых существ от другой могут возникать внезапно, в результате хромосомных перестроек в генотипе (например, полиплоидии).

Процесс образования более крупных систематических групп, родов, семейств, отрядов и др. называется макроэволюцией. Макроэволюция происходит за грандиозные промежутки времени и поэтому она недоступна для непосредственного изучения.

В макроэволюции действуют те же процессы: образование фенотипических изменений, борьба за существование, естественный отбор, вымирание наименее приспособленных форм.

В процессе эволюции выделяют следующие характерные типы эволюционных изменений: параллелизм, конвергенция и дивергенция. Основными линиями эволюции являются: ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация. Пути эволюции крупных систематических групп (например, типов и классов) очень сложны. Нередко в развитии этих групп происходит смена одной линии эволюции другой.

Глава

6 Основы селекции и биотехнологии

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *о задачах селекции и биотехнологии;*
- *о методах, применяемых в селекции и биотехнологии;*
- *о достижениях селекции и биотехнологии;*
- *о перспективах развития селекции и биотехнологии.*

Началом селекции можно считать то время, когда человек начал одомашнивать диких животных и выращивать растения. Развитие селекции определялось применением все более совершенных методов управления наследственностью и изменчивостью организмов. Отдельные биотехнологические процессы (хлебопечение, виноделие и др.) известны с древних времен. Но наибольших успехов биотехнология достигла во второй половине XX в. и приобретает все большее значение для развития человеческой цивилизации.

§ 64 Основные методы селекции и биотехнологии

1. Чем искусственный отбор отличается от естественного?
2. Какие виды гибридизации вам известны?
3. Какой процесс называется гаметогенезом?
4. Что такое мутагенез?
5. Что такое чистая линия?

Селекция — наука о выведении новых и совершенствовании существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с необходимыми человеку свойствами.

Сортом, породой и ***штаммом*** называют популяцию организмов (растений, животных и микроорганизмов), искусственно созданную человеком, которая характеризуется определенным генофондом, наследственно закрепленным морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности.

В задачи селекции входит:

— повышение продуктивности сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов;

— изучение разнообразия растений, животных и микроорганизмов, являющихся объектами селекционной работы;

— анализ закономерностей наследственной изменчивости при гибридизации и мутационном процессе;

— исследование роли среды в развитии признаков и свойств организмов;

— разработка систем искусственного отбора, способствующих усилению и закреплению полезных для человека признаков у организмов с различными типами размножения;

— создание устойчивых к заболеваниям и климатическим условиям сортов и пород;

— получение сортов, пород и штаммов, пригодных для механизированного промышленного выращивания, разведения и уборки.

Теоретической базой селекции является генетика. Она также использует достижения теории эволюции, молекулярной биологии, биохимии и других биологических наук. Селекция, опираясь на комплекс наук, использует научные открытия для преобразования наследственности растений, животных и микроорганизмов.

Основные методы селекции. К методам селекции традиционно относят *отбор*, *гибридизацию*, *мутагенез*. Во второй половине XX в. стали применять принципиально новые методы экспериментальной биологии — *клеточную* и *генную инженерию*. Это направление легло в основу новой области биологии — биотехнологии.

Биотехнология — это промышленное использование биологических процессов и систем на основе получения высокоэффективных форм микроорганизмов, культур клеток и тканей растений и животных с заданными свойствами.

В основе селекции как науки лежит разработанная Ч. Дарвином концепция искусственного отбора. На ранних этапах социальной эволюции человека искусственный отбор проводился бессознательно. Люди сохраняли потомство от лучших представителей и употребляли в пищу худших без сознательного намерения вывести более совершенную породу или сорт.

При *методическом отборе* человек сознательно систематически отбирает представителей с определенными качествами и стремится к выведению нового сорта или породы.

Различают два вида искусственного отбора: массовый и индивидуальный. При *массовом отборе* выделяют группу особей с желаемыми признаками. Потомство при таком отборе генетически неоднородно и поэтому дает расщепление признаков при размножении. В связи с этим отбор проводят в ряде поколений.

При *индивидуальном отборе* выделяют единичные особи с ценными качествами и отдельно выращивают их потомство. При последующем самоопылении у растений или близкородственных скрещиваниях у животных выводят чистые линии. *Чистая линия* — группа генетически однородных (гомозиготных) организмов, представляющих ценный исходный материал для селекции.

Отбор тем эффективнее, чем разнообразнее в наследственном отношении исходный материал. Одним из путей увеличения разнообразия материала для селекции является ***гибридизация***. Она бывает двух видов: *близкородственная*, позволяющая перевести рецессивные

гены в гомозиготное состояние; *неродственная*, помогающая объединить в одном организме гены, ответственные за ценные признаки разных особей.

При близкородственной гибридизации — ***инбридинге*** (англ. inbreeding, от in — в, внутри и breeding — разведение) — повышается степень гомозиготности организмов. Многократный инбридинг может привести к резкому ослаблению или вырождению потомков.

Неродственная гибридизация может быть *внутривидовой* — скрещивание особей разных сортов или пород одного вида и *отдаленной* — скрещивание особей разных видов и родов.

При гибридизации особей разных линий — ***аутбридинге*** (англ. out — вне и breeding — разведение) — удается получить гетерозиготные гибриды, превосходящие по своим качествам родительские формы. В этом случае проявляется эффект ***гетерозиса*** (греч. heteroiosis — изменение, превращение) — гибридной силы, основной причиной которого является отсутствие проявления вредных рецессивных аллелей в гетерозиготном состоянии. Эффект гетерозиса широко применяют для получения высокоурожайных гибридов кукурузы, огурцов, сахарной свеклы и других культурных растений. В птицеводстве межлинейная гибридизация мясных пород кур дает возможность получить гетерозисных цыплят — бройлеров. Уже со второго поколения эффект гетерозиса угасает (рис. 93).

При отдаленной гибридизации, из-за генетических, морфологических, физиологических и иных различий организмов, применяют

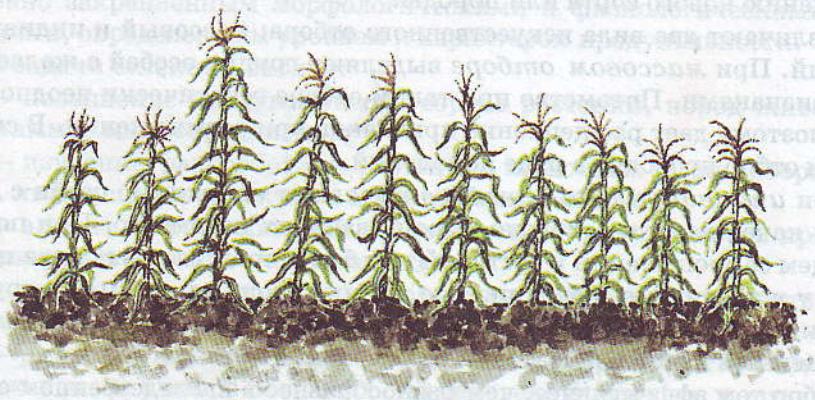


Рис. 93. *Угасание гетерозиса во втором поколении гибридной кукурузы (начинают преобладать мелкие растения, несущие признаки исходных форм)*

специальные методы преодоления нескрещиваемости. Межвидовые (межродовые) гибриды часто оказываются бесплодными вследствие нарушения процессов гаметогенеза. В то же время отдаленная гибридизация может привести к возникновению форм, представляющих хозяйственную ценность из-за ярко выраженного гетерозиса. Так, например, при скрещивании лошади с ослом получается выносливый, сильный и долгоживущий гибрид — *мул*. Интересно, что у лошака — гибрида ослицы и жеребца — эффект гетерозиса практически отсутствует.

Отличаются большой силой и выносливостью *нары* — гибриды одногорбого и двугорбого верблюдов. Ценны *бестеры* — гибриды белуги и стерляди.

В естественных условиях частота мутирования генов сравнительно невелика. Повышения количества мутаций можно достичь, действуя на организм различными мутагенами (радиация, ультрафиолетовые лучи, некоторые химические вещества). Мутации не носят направленного характера, но они поставляют материал, из которого селекционер отбирает организмы с интересующими его признаками.

Традиционные, описанные выше методы селекции имеют естественные ограничения в области изменения генотипа организма. Методы клеточной и генной инженерии открывают возможности создания организмов с новыми, в том числе и не встречающимися в природе, комбинациями наследственных признаков.

Клеточная инженерия основана на культивировании отдельных клеток или тканей на искусственных питательных средах. Такие клеточные культуры используются для синтеза ценных веществ, производства незараженного посадочного материала, получения клеточных гибридов. Метод гибридизации клеток приобретает все большее значение в селекции. Оказалось, что если взять клетки разных органов и тканей или клетки разных организмов, объединить их с помощью специальных приемов, разработанных учеными, в одну, то образуется новая, гибридная клетка. Свойства этой гибридной клетки существенно отличаются от свойств родительских клеток. Таким путем можно получать клетки, выделяющие необходимые человеку лекарства.

Генная инженерия — это целенаправленный перенос нужных генов от одного вида живых организмов в другой, часто очень далеких по своему происхождению. Это, как считают ученые, перспективное направление, которое в недалеком будущем позволит человеку целенаправленно улучшать наследственные качества организмов, получать в неограниченном количестве ценные биологически активные ве-

щества. В то же время многие ученые высказывают опасения, что неконтролируемые работы в области генной инженерии могут привести к созданию организмов, опасных для человека.

Селекция. Сорт. Порода. Штамм. Гибридизация: близкородственная (инбридинг), неродственная, отдаленная. Аутбридинг. Гетерозис. Биотехнология. Клеточная инженерия. Генная инженерия.

1. Какие задачи решает селекция?
2. Чем методический отбор отличается от бессознательного?
3. В чем отличие массового отбора от индивидуального?
4. Чем можно объяснить явление гетерозиса при неродственной гибридизации?
5. Почему межвидовые гибриды, как правило, стерильны?
6. Что такое биотехнология?
7. Почему методы клеточной и генной инженерии считаются перспективными в селекции и биотехнологии?

§ 65 Методы селекции растений

1. **Какая разница с генетической точки зрения между самоопылением и перекрестным опылением?**
2. **Что такое полиплоидия?**
3. **Почему большинство культурных растений размножают вегетативно?**

Центры происхождения культурных растений. Основой успеха селекционной работы в значительной степени является генетическое разнообразие исходного материала. В своей работе селекционеры стараются использовать все многообразие диких и культурных растений. На необходимость использовать в селекции растений все видовое многообразие флоры нашей планеты указывал еще академик *Николай Иванович Вавилов*, выдающийся генетик и селекционер. Под его руководством были организованы научные экспедиции в разные регионы Земли для сбора образцов культурных растений, их диких предков и сородичей. В ходе экспедиций было собрано более 160 тыс. образцов разных видов и сортов растений. В настоящее время эта уникальная коллекция хранится во Всесоюзном институте растениеводства и используется селекционерами в их практической работе. Так,

известный сорт озимой пшеницы Безостая-1 был получен в результате гибридизации аргентинских пшениц из коллекции Н. И. Вавилова с отечественными сортами.

Работа по созданию семенных коллекций культурных и диких растений продолжается и в наше время. Сейчас коллекция, начало которой положил Н. И. Вавилов, включает более 320 тыс. образцов.

Николай Иванович Вавилов (1887—1943)

Анализ образцов культурных растений и их диких предков, собранных в предпринятых экспедициях, позволил в свое время Вавилову установить закономерности географического распределения разновидностей и форм культурных растений, а также открыть центры древнего земледелия, где были окультурены дикие виды растений. Н. И. Вавилов выделил 8 центров происхождения культурных растений: 1) *Восточноазиатский* — родина сои, проса, гречихи, многих плодовых и овощных культур; 2) *Южноазиатский тропический* — родина риса, сахарного тростника, цитрусовых, многих овощных культур; 3) *Юго-Западноазиатский* — пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, морковь, виноград и др.; 4) *Переднеазиатский* — родина мягкой пшеницы, ячменя, овса; 5) *Среднеземноморский* — родина капусты, свеклы, маслин; 6) *Абиссинский* — родина твердой пшеницы, сорго, бананов, кофе; 7) *Центральноамериканский* — родина кукурузы, какао, тыквы, табака, хлопчатника; 8) *Южноамериканский* — родина картофеля, ананаса, хинного дерева.

Дальнейшие исследования ученых привели к установлению еще четырех центров: *Австралийского*, *Африканского*, *Европейско-Сибирского* и *Североамериканского* (рис. 94).

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. В результате многолетнего изучения многообразия растений Н. И. Вавилов сделал фундаментальные обобщения, имеющие важное значение как для практической селекции, так и для теории эволюции. Эти обобщения Н. И. Вавилов сформулировал в виде ***закона гомологических рядов наследственной изменчивости***: *«Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем*

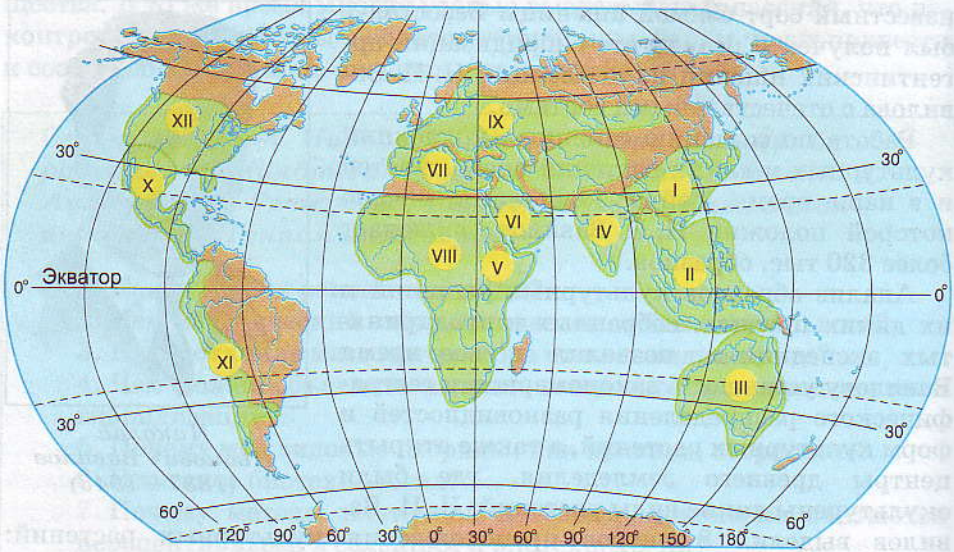


Рис. 94. *Центры происхождения культурных растений: I — Восточноазиатский, II — Южноазиатский, III — Австралийский, IV — Юго-Западноазиатский, V — Абиссинский, VI — Переднеазиатский, VII — Среднеземноморский, VIII — Африканский, IX — Европейско-Сибирский, X — Центральноамериканский, XI — Южноамериканский, XII — Североамериканский*

ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

На примере злаков Н. И. Вавилов показал, что сходные признаки наблюдаются у разных видов данного семейства. Так, у пшеницы, ячменя, овса и кукурузы бывает белая, красная и черная окраска зерновок, существуют голые и пленчатые зерновки, встречаются колосья с длинными и короткими остями, безостые и с вздутиями вместо остей. В ходе последующих наблюдений было выяснено, что данный закон применим не только для растений, но распространяется на животных и микроорганизмы. Так, альбинизм встречается у всех классов позвоночных животных, короткопалость наблюдается у всех пород крупного рогатого скота, овец и собак.

Основные методы селекции растений. Биологические особенности растений позволяют в селекционной работе с ними использовать инб-

ридинг, полиплоидию, искусственный мутагенез, отдаленную гибридизацию и другие методы.

Отбор и гибридизация являются основными и традиционными методами селекции растений. Применяя *массовый* или *индивидуальный отбор*, селекционер не создает ничего нового, а выделяет растения с полезными качествами, уже имеющиеся в популяции. Этим методом выведены многие сорта, в том числе так называемые сорта народной селекции, например знаменитый по своим качествам сорт яблони Антоновка.

Для создания сортов растений с запрограммированными качествами ведется специальная целенаправленная работа — подбирается исходный материал, проводится *гибридизация с последующим отбором*.

Используя метод гибридизации с последующим отбором, селекционеры получили ценные высокоурожайные сорта пшеницы, ржи, подсолнечника, овощных, плодовых и других культур.

В разработку теории и практики селекции растений большой вклад внес ученый-селекционер *Иван Владимирович Мичурин* (1855—1935). Он вывел около 300 новых сортов плодовых растений. В своих работах он широко применял скрещивание географически отдаленных форм. Так, скрещивая французский сорт груши Бере рояль с дикой уссурийской и выращивая сеянцы в условиях средней полосы России, он создал сорт Бере зимняя, сочетающий высокие вкусовые качества плодов с зимостойкостью (рис. 95). Методы, разработанные И. В. Мичуриным, успешно используются селекционерами и в настоящее время.

В селекции растений широко применяется явление *гетерозиса*. Сначала выводят ряд отличающихся друг от друга чистых линий,

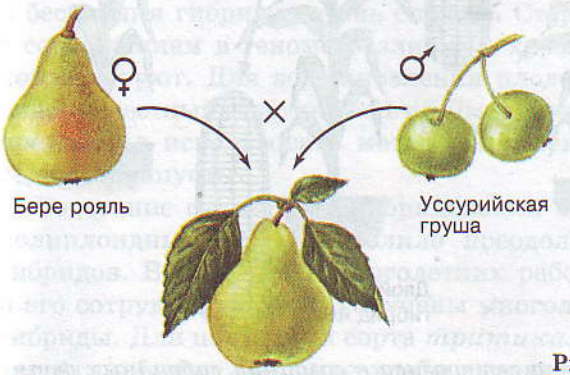


Рис. 95. *Получение сорта Бере зимняя Мичурина*

а затем производят *межлинейное скрещивание*. Выяснив, в каких случаях эффект гетерозиса проявляется наиболее сильно, используют лишь эти линии для получения гибридных семян. Эта методика применяется для получения высоких урожаев кукурузы, огурцов, томатов и других культур (рис. 96).

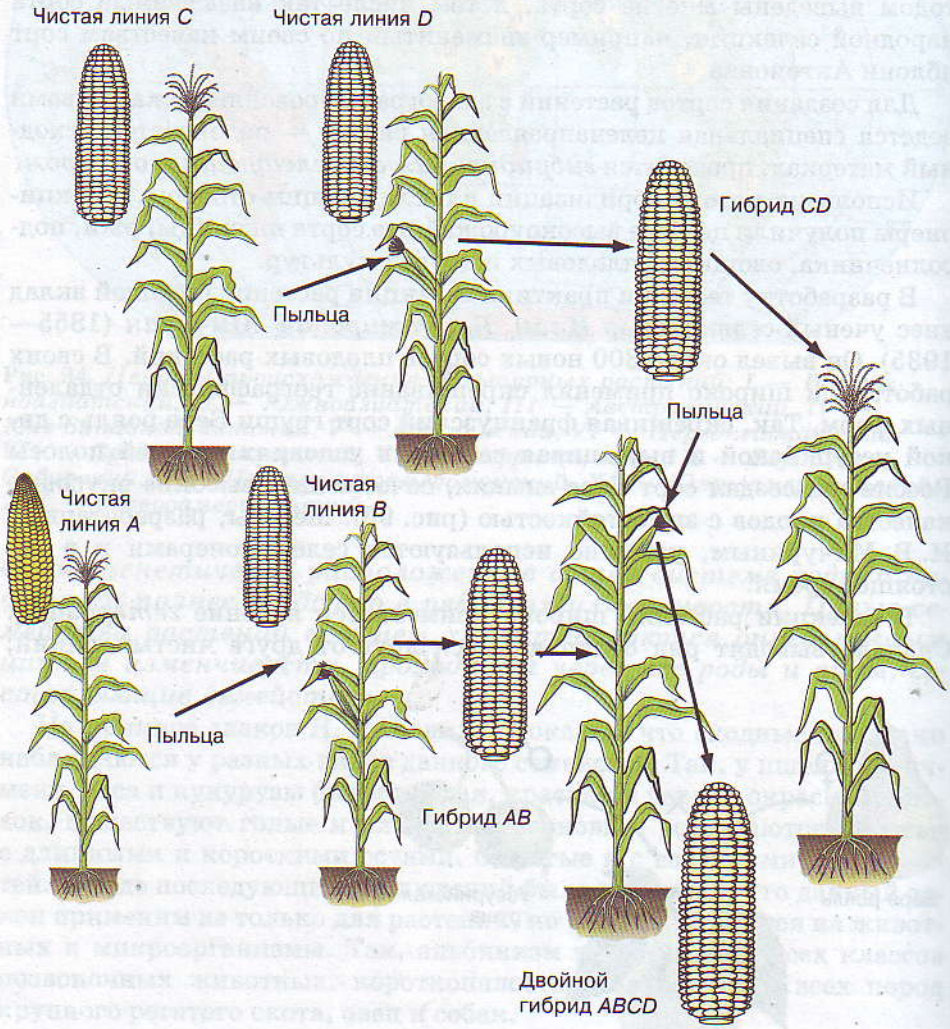


Рис. 96. *Использование эффекта гетерозиса в создании гибридных форм кукурузы*

Рис. 97. *Семена ржи диплоидного (слева) и тетраплоидного (справа) сортов*

Полиплоидию (кратное увеличение числа хромосом) издавна использовали при создании сортов пшеницы, овса, картофеля, хлопчатника, плодовых, декоративных и других культур. Полиплоидные растения появлялись в популяциях случайно в результате естественных мутаций. В настоящее время применяют методы искусственного получения полиплоидов, воздействуя на растения разными мутагенами (в основном колхицином), разрушающими веретено деления клетки. Таким образом из диплоидных ($2n$) можно получить тетраплоидные ($4n$) формы. Большинство их неперспективны, но отдельные формы служат ценным материалом для гибридизации и отбора. Полиплоидные растения могут отличаться более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Использование метода полиплоидии позволило селекционерам получить ценные сорта сахарной свеклы, ржи, гречихи, фасоли и других культур (рис. 97).

Отдаленная гибридизация позволяет в одном организме совместить признаки, характерные для растений разных видов и даже родов. Получать такие формы из-за нескрещиваемости родителей и бесплодия гибридов очень сложно. Стерильность гибридов связана с содержанием в геноме различных хромосом, которые в мейозе не конъюгируют. Для восстановления плодовитости у отдаленных гибридов известный генетик Георгий Дмитриевич Карпеченко еще в 1924 г. предложил использовать метод полиплоидии, работая с гибридами редьки и капусты.

Сочетание отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм позволило преодолеть бесплодие отдаленных гибридов. В результате многолетних работ академика Н. В. Цицина и его сотрудников были получены многолетние пшенично-пырейные гибриды. Для получения сорта *тритикале*, сочетающего многие качества пшеницы (высокие хлебопекарные качества) и ржи (высокое

содержание незаменимой аминокислоты лизина, а также способность расти на бедных песчаных почвах), применялась следующая схема:

P: пшеница ($2n = 42$) × рожь ($2n = 14$)
G: $n = 21$ $n = 7$
F_1 $2n = 28$ (все непарные)
G: Мейоз нарушен, гибрид стерилен, нормальных гамет нет. Обработка колхицином приводит к удвоению числа хромосом.
F_1: (колхицированное): $2n = 56$
G: $n = 28$
F_2, F_3, ..., F_n: $2n = 56$ (тритикале)

У таких гибридов в клетках содержится полный диплоидный набор хромосом обоих родителей, поэтому их хромосомы конъюгируют друг с другом и мейоз проходит нормально.

С помощью метода отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм были выведены новые перспективные сорта картофеля, табака и других культур.

Методами отдаленной гибридизации и *радиационного мутагенеза* созданы перспективные сорта хлопчатника. *Химический мута-*

Рис. 98. *Упрощенная схема получения соматического гибрида картофеля*

генез лежал в основе получения многих новых сортов кукурузы, пшеницы, риса, овса, подсолнечника.

Методы клеточной инженерии. Селекционеры все шире начинают применять для получения новых сортов растений методы клеточной инженерии. В качестве примера можно привести работу по соматической гибридизации двух видов картофеля: культурного — Solanum tuberosum и дикого Solanum chacoense (рис. 98). Для гибридизации использовались ***протопласты*** (греч. protos — первый и греч. plastos — вылепленный, образованный) — клетки, полностью лишенные клеточной стенки (оболочки) и имеющие только клеточную мембрану, которая ограничивает цитоплазму с различными органоидами.

Полученный соматический гибрид в сравнении с родительскими формами имел промежуточные характеристики по форме листа, величине клубней, но отличался большей мощностью куста и высотой стеблей, благодаря чему и был включен в дальнейшую практическую селекционную работу (рис. 99).

Рис. 99. *Родительские растения картофеля S. tuberosum (А) и S. chacoense (Б) и их соматический гибрид (В)*

Метод вегетативного размножения культурой тканей широко применяется в селекции для быстрого размножения новых перспективных сортов растений.

В различных регионах нашей страны созданы научно-исследовательские институты и селекционные станции, которые проводят работы по выведению и районированию новых сортов растений. Эта работа играет важнейшую роль в повышении урожайности сельскохозяйственных культур и обеспечении населения продовольствием.

Центры происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Протопласт.

? 1. Какие методы применяются в селекции растений?
2. Какое значение для селекции имеет открытие закона гомологических рядов наследственной изменчивости?
3. Почему межлинейные гибриды сохраняют ценные признаки при вегетативном размножении и теряют их при семенном?
4. Почему селекционеры стремятся получить растения-полиплоиды?
5. Какая методика позволяет преодолеть стерильность межвидовых (межродовых) гибридов?

§ 66 Методы селекции животных

1. Что такое гетерозис?
2. Какие виды гибридизации вам известны?
3. В чем опасность близкородственного скрещивания?

Основные методы селекции животных. Методы селекции животных те же, что и методы селекции растений, но при их применении селекционерам приходится учитывать ряд особенностей, характерных для животных. Животные размножаются только половым путем, а количество особей в потомстве невелико. В связи с этим при подборе селекционеру важно определить наследственные признаки, которые непосредственно у производителей могут не проявляться, например наследственные признаки самцов по жирномолочности или яйценоскости. Поэтому значительную роль приобретает оценка животных по

их родословной и по качеству их потомства. Часто большое значение имеет учет экстерьера, т. е. совокупности внешних признаков животного.

Одомашнивание животных началось более 10 тыс. лет назад. Его центры в основном совпадают с центрами многообразия и происхождения культурных растений. Одомашнивание способствовало резкому повышению уровня изменчивости у животных, так как ослабило действие стабилизирующего отбора. Человек сначала бессознательно, а затем целенаправленно стал отбирать животных с определенными качествами, важными для человека в конкретных природных и экономических условиях. Анализ и обобщение опыта многих поколений по выведению новых пород животных позволил разработать методы и правила селекции животных, сформировав ее как науку.

К основным направлениям селекции животных относят:

— сочетание высокой продуктивности с приспособленностью пород к условиям среды конкретных природных зон;

— повышение роли качественных показателей продуктивности животных (жирномолочность, соотношение мяса, жира и костей у мясных животных, качество меха и шерсти и т. д.);

— выведение пород интенсивного типа, снижающих экономические затраты;

— повышение устойчивости к заболеваниям и др.

Гибридизация и *индивидуальный отбор* являются основными методами в селекции животных. Массовый отбор практически не применяется из-за небольшого количества особей в потомстве.

В селекции животных применяют два вида гибридизации: родственную (инбридинг) и неродственную (аутбридинг).

Родственное скрещивание между братьями и сестрами или между родителями и потомством ведет к гомозиготности и часто сопровождается ослаблением животных, уменьшению их устойчивости к неблагоприятным факторам среды, снижению плодовитости и т. д. Тем не менее инбридинг применяют в селекции животных с целью закрепления в породе характерных хозяйственно ценных признаков. Как правило, близкородственное скрещивание ведется в нескольких линиях внутри породы. Для устранения неблагоприятных последствий инбридинга используют неродственное скрещивание разных линий или даже разных пород. Это скрещивание сопровождается строгим отбором, что позволяет усиливать и поддерживать ценные качества породы.

Сочетание близкородственного скрещивания с неродственным широко применяется селекционерами для выведения новых пород животных. Так, известный селекционер М. Ф. Иванов, используя эту методику, создал высокопродуктивную породу свиней Белая степная украинская, породу овец Асканийская рамбулье и др.

Важным направлением в селекции животных является использование явления *гетерозиса*. Особенно широко это направление применяется в птицеводстве, например для получения бройлерных цыплят.

Метод полиплоидии в селекции животных практически не применяется. Исключение составляет выведение генетиком Б. Л. Астауровым полиплоидных гибридов тутового шелкопряда, размножавшихся партеногенезом.

Вы уже знаете, что межвидовые гибриды лошади с ослом (мул), одногорбого и двугорбого верблюдов (нар), яка с крупным рогатым скотом и других с древних времен используются человеком. Эти гибриды обладают повышенной выносливостью по сравнению с родителями.

В некоторых случаях *отдаленная гибридизация* домашних животных с дикими предками дает плодовитое потомство и может быть использована в селекции. Так, в результате скрещивания тонкорунных овец мериносов с диким бараном архаром были получены тонкорунные архаромериносы, которые могут круглогодично пастись на высокогорных пастбищах. В результате скрещивания крупного рогатого скота с горбатым зебу получены ценные группы молочного скота (рис. 100).

В селекции животных, кроме описанных выше методов, применяют *искусственное осеменение* (введение полученной от высокоценных самцов спермы в половые пути самки с целью ее оплодотворения) и

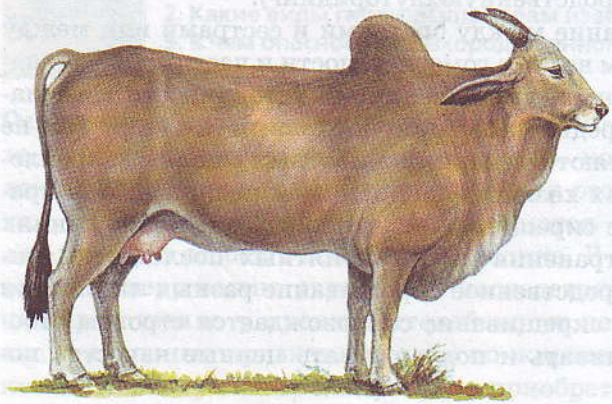


Рис. 100. *Зебу*

полиэмбриониюю (искусственное образование нескольких зародышей из одной зиготы ценных пород с последующим их введением в матку беспородных животных). Эти методы позволяют в несколько раз увеличить скорость получения потомства от ценных производителей.

Методы клеточной инженерии. Успехи клеточной инженерии могут открыть новые возможности в селекции животных. В 1997 г. научная общественность была взбудоражена сообщением, что в Англии были проведены успешные эксперименты по ***генетическому клонированию*** овцы. Для этого использовали ядра соматических клеток, полученных из ткани молочной железы взрослой овцы. Из яйцеклетки удалялось ядро и замещалось ядром соматической клетки. Образовавшуюся диплоидную зиготу стимулировали к дроблению электрошоком и трансплантировали в овцу-реципиента. Через 148 дней приемная мама родила живую овечку, ее назвали Долли (рис. 101).

Открытие английских ученых показало, что соматические клетки взрослого организма млекопитающих способны передавать полную информацию о всех признаках, характерных для взрослой особи. Следовательно, как считали ученые, открываются возможности воспроизведения многочисленных генетических копий выдающихся по продуктивности животных-рекордистов. Но в ходе дальнейших наблюдений за овечкой Долли было установлено, что она стала очень

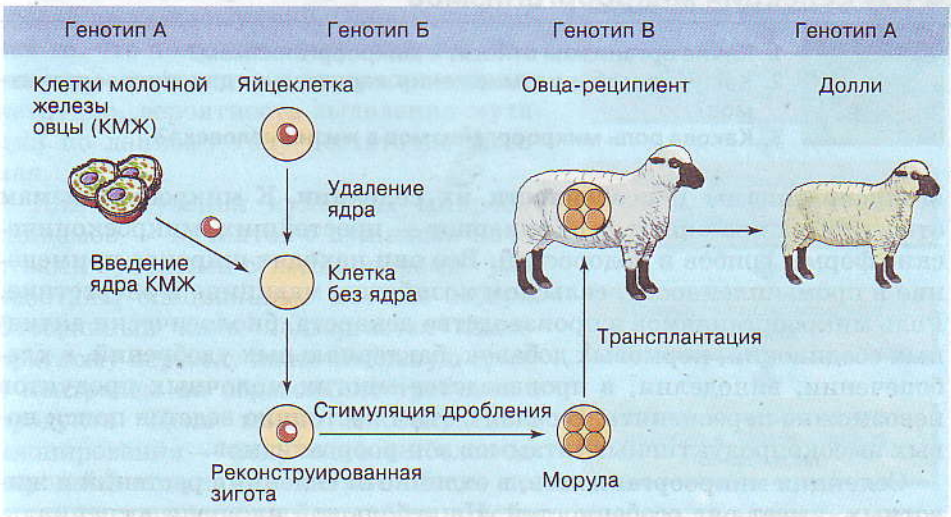


Рис. 101. *Схема генетического клонирования овцы*

быстро стареть. К тому времени, когда Долли достигла размеров взрослой овцы, ее физиологическое состояние было такое же, как у старой особи. Это поставило под сомнение целесообразность клонирования животных.

Полиэмбриония. Генетическое клонирование.

? 1. С чем связаны особенности селекции животных?
2. Почему массовый отбор в селекции животных практически не применяется?
3. В связи с чем при создании новых пород животных, как правило, сочетают методы близкородственной и неродственной гибридизации?
4. Какой метод используется для получения бройлерных цыплят? На каком явлении он основан?
5. Почему рождение овечки Долли можно рассматривать как важное событие с биологической точки зрения, но не как перспективное направление в селекции животных?

▶ Обсудите проблему возможности клонирования животных с биологической, хозяйственной и этической точек зрения.

§ 67 Селекция микроорганизмов

1. **Какие организмы относят к микроорганизмам?**
2. **Какие способы размножения характерны для микроорганизмов?**
3. **Какова роль микроорганизмов в жизни человека?**

Микроорганизмы и особенности их селекции. К микроорганизмам относят всех прокариот, а из эукариот — простейших, микроскопические формы грибов и водорослей. Все они находят широкое применение в промышленности, сельском хозяйстве, медицине и энергетике. Роль микроорганизмов в производстве лекарств, биологически активных соединений, кормовых добавок, бактериальных удобрений, в хлебопечении, виноделии, в производстве многих молочных продуктов невозможно переоценить. В связи с этим постоянно ведется поиск новых высокопродуктивных штаммов микроорганизмов.

Селекция микроорганизмов, в отличие от селекции растений и животных, имеет ряд особенностей. На небольшой площади в специальных аппаратах с питательной средой в считанные дни можно вырас-

тить миллиарды особей. Мутационный процесс в селекции микроорганизмов можно использовать более эффективно, чем у высших организмов, так как геном большинства микроорганизмов гаплоидный, что позволяет выявлять любые мутации уже в первом поколении.

Методы селекции микроорганизмов. От методов селекции высших эукариот они отличаются существенно. До недавнего времени основными методами получения высокопродуктивных штаммов микроорганизмов были *искусственный мутагенез* и последующий *отбор* групп генетически идентичных клеток — ***клонов***. После выделения из дикого штамма микроорганизмов, обладающих полезными для человека свойствами, проводится отбор наиболее продуктивных штаммов среди них. Следующий этап, как правило, — применение искусственного мутагенеза, позволяющего усилить появление различных мутаций. В качестве мутагенов используются ионизирующие излучения, некоторые химические вещества, а также ультрафиолетовое излучение, обладающее хотя и низкой проникающей способностью, но достаточной для появления мутаций у микроорганизмов. Вероятность возникновения мутаций у микроорганизмов та же, что и у всех других организмов, — примерно 1 мутация на 1 млн особей по каждому гену. Однако, учитывая то, что получить миллионное и миллиардное потомство у микроорганизмов нетрудно, вероятность выделения мутаций по данному гену достаточно высокая.

Для получения культуры микроорганизмов — мутантов с нужными качествами учеными-селекционерами разработаны специальные методы отбора. Отобранный клон подвергается многократному пересеву на питательную среду с контролем на образование требуемого продукта. Цель такого многократного клонирования — получение наиболее однородной популяции клеток. После получения продуктивных штаммов приступают к их размножению (рис. 102). Ис-

Рис. 102. *Упрощенная схема селекции микроорганизмов*

пользование данной технологии позволило селекционерам получить штаммы, продуктивность которых в сотни и тысячи раз выше по сравнению с исходными штаммами микроорганизмов, взятыми из природы.

Генная инженерия. Успехи, достигнутые молекулярной биологией и генетикой в изучении микроорганизмов, а также ограниченность возможностей традиционной селекции привели к созданию новых методов целенаправленного и контролируемого получения микроорганизмов с заданными свойствами.

В основе этих технологий лежат приемы генной инженерии. Они позволяют выделять необходимый ген и вводить его в новое генетическое окружение с целью создания организма с новыми, заранее предопределенными признаками.

Методы генной инженерии остаются еще очень сложными и дорогостоящими. Но уже сейчас с их помощью в промышленности получают такие важные медицинские препараты, как интерферон, гормоны роста, инсулин и др.

Селекция микроорганизмов является важнейшим направлением в биотехнологии.

Клон.

? 1. Для получения каких видов продукции человек использует микроорганизмы?
2. Чем селекция микроорганизмов отличается от селекции растений и животных?
3. Какие методы используются в селекции микроорганизмов?
4. В чем особенности методов генной инженерии?
5. Какие перспективы открывают методы генной инженерии в селекции микроорганизмов?

При молекулярно-генетических исследованиях было установлено, что в клетках бактерий имеются ферменты-рестриктазы, способные «разрезать» на фрагменты молекулы ДНК в строго определенных участках. Имеются также ферменты-лигазы, воссоединяющие фрагменты ДНК.

В клетках некоторых бактерий, помимо основной большой хромосомы, имеется еще маленькая кольцевая молекула ДНК — *плазмида*. В генной инженерии плазмиды, используемые для введения необходимой информации в клетку-хозяина, называют векторами. Кроме плазмид, роль векторов могут выполнять и бактериофаги. Чаще всего в качестве бактерии-хозяина используется наиболее изученная

бактерия — кишечная палочка (Escherihia coli), но могут быть использованы и другие бактерии, а также дрожжи.

Можно выделить следующие основные этапы создания генетически измененных организмов: получение гена, кодирующего интересующий признак; объединение его с плазмидой-вектором; введение вектора с интересующим геном в клетку-хозяина; отбор клеток, получивших дополнительный генетический признак, и практическое их использование.

§ 68 Современное состояние и перспективы биотехнологии

1. **Что такое биотехнология?**
2. **Какие биотехнологические процессы и производства вам известны?**
3. **Где могут быть использованы методы клеточной и генной инженерии?**

Биотехнология в практической деятельности человека. С древних времен известны отдельные биотехнологические процессы, используемые в сферах практической деятельности человека. К ним относятся хлебопечение, виноделие, пивоварение, приготовление кисломолочных продуктов и т. д. Наши предки не имели представления о сути процессов, лежащих в основе таких технологий, но в течение тысячелетий, используя метод проб и ошибок, совершенствовали их. Биологическая сущность этих процессов была выявлена лишь в XIX в. благодаря научным открытиям Л. Пастера. Его работы послужили основой для развития производств с использованием разнообразных видов микроорганизмов. В первой половине XX в. стали применять микробиологические процессы для промышленного получения ацетона и бутанола, антибиотиков, органических кислот, витаминов, кормового белка.

Успехи, достигнутые во второй половине XX в. в области цитологии, биохимии, молекулярной биологии и генетики, создали предпосылки для управления элементарными механизмами жизнедеятельности клетки, что способствовало бурному развитию биотехнологии. Благодаря селекции высокопродуктивных штаммов микроорганизмов, эффективность биотехнологических процессов увеличилась в десятки и сотни раз.

Особенностью биотехнологии является то, что она сочетает в себе самые передовые достижения научно-технического прогресса с накоп-

ленным опытом прошлого, выражающимся в использовании природных источников для создания полезных для человека продуктов. Любой биотехнологический процесс включает ряд этапов: подготовку объекта, его культивирование, выделение, очистку, модификацию и использование полученных продуктов. Многоэтапность и сложность процесса обусловливает необходимость привлечения к его осуществлению самых разных специалистов: генетиков и молекулярных биологов, цитологов, биохимиков, вирусологов, микробиологов и физиологов, инженеров-технологов, конструкторов биотехнологического оборудования и др.

Перспективы развития биотехнологии. Дальнейшее развитие биотехнологии как отрасли сельскохозяйственного производства позволит решить многие важные проблемы человечества.

Острейшей проблемой в целом ряде слаборазвитых стран, стоящей перед человечеством, является нехватка продовольствия. В связи с этим усилия биотехнологов направлены на повышение эффективности растениеводства и животноводства.

Культурные растения страдают от сорняков, насекомых-вредителей, фитопатогенных грибов, бактерий, вирусов и т. д. Перечисленные вредные факторы наряду с неблагоприятными погодными условиями значительно снижают урожайность сельскохозяйственных растений. Ученые не только создают высокоурожайные сорта растений, устойчивые к неблагоприятным факторам, но и разрабатывают биотехнологические пути защиты растений. На промышленную основу поставлен выпуск биологических средств борьбы с вредителями на основе использования их естественных врагов и паразитов, а также токсических продуктов, образуемых живыми организмами.

Важное место в повышении урожайности растений отводится ***биологическим удобрениям***, включающим в себя различные бактерии. Так, азотобактерин обогащает почву не только азотом, но и витаминами, фитогормонами и биорегуляторами. Препарат фосфобактерин превращает сложные органические соединения фосфора в простые, легко усвояемые растениями.

Все большее распространение получает использование ***биогумуса*** — высокоэффективного естественного органического удобрения. Его получают в процессе переработки органических отходов дождевыми червями. В настоящее время для этой цели используется выведенный селекционерами США красный калифорнийский червь, который обеспечивает быстрый прирост биомассы и скорейшую утилизацию

Рис. 103. *Размножение растений культурой тканей*

субстрата. Как показали исследования, биогумус значительно эффективнее других удобрений, существенно повышает плодородие почвы и ее устойчивость к водной и ветровой эрозии, быстро восстанавливает плодородие низкоплодородных участков, улучшает экологическую обстановку. Промышленное получение биогумуса освоено во многих странах. В нашей стране промышленным разведением червей на основе использования органических отходов для производства биогумуса занимаются с 80-х годов XX столетия.

В последние годы повышается интерес к дождевым червям как к источнику животного белка для сбалансирования кормовых рационов животных, птиц, рыб, пушных зверей, а также белковой добавки, обладающей лечебно-профилактическими свойствами.

Все шире на промышленной основе применяется метод вегетативного размножения сельскохозяйственных растений ***культурой тканей***. Он позволяет не только быстро размножить новые перспективные сорта растений, но и получить незараженный вирусами посадочный материал (рис. 103).

Для повышения продуктивности животных нужен полноценный корм. Микробиологическая промышленность выпускает кормовой белок на базе различных микроорганизмов — бактерий, грибов, дрожжей, водорослей. Как показали промышленные испытания, богатая белками биомасса одноклеточных организмов с высокой эффективностью усваивается сельскохозяйственными животными. Так, 1 т кормовых дрожжей позволяет сэкономить 5—7 т зерна. Это имеет большое значение, поскольку 80% площадей сельскохозяйственных угодий в мире отводятся для производства корма скоту и птице.

Особенно широко успехи биотехнологии применяются в медицине. В настоящее время с помощью биосинтеза получают антибиотики, ферменты, аминокислоты, гормоны.

Например, гормоны раньше, как правило, получали из органов и тканей животных. Даже для получения небольшого количества лечебного препарата требовалось много исходного материала. Следовательно, трудно было получить необходимое количество препарата, и он был очень дорог.

Так, инсулин, гормон поджелудочной железы, — основное средство лечения при сахарном диабете. Этот гормон надо вводить больным постоянно. Производство его из поджелудочной железы свиньи или крупного рогатого скота сложно и дорого. К тому же молекулы инсулина животных отличаются от молекул инсулина человека, что нередко вызывало аллергические реакции, особенно у детей. В настоящее время налажено биохимическое производство человеческого инсулина. Был получен ген, осуществляющий синтез инсулина. С помощью генной инженерии этот ген был введен в бактериальную клетку, которая в результате приобрела способность синтезировать инсулин человека.

Помимо получения лечебных средств, биотехнология позволяет проводить раннюю диагностику инфекционных заболеваний и злокачественных новообразований на основе применения препаратов антигенов, ДНК/РНК-проб.

С помощью новых вакцинных препаратов возможно предупреждение инфекционных болезней.

Угроза исчерпания традиционных источников энергии побудила человечество к поиску альтернативных путей ее получения. Биотехнология позволяет получать ***экологически чистые виды топлива*** путем биопереработки отходов промышленного и сельскохозяйственного производств. Например, созданы установки, в которых используются бактерии для переработки навоза и других органических отходов в биогаз. Из 1 т навоза получают до 500 $м^3$ биогаза, что эквивалентно 350 л бензина, при этом качество навоза как удобрения улучшается.

Биотехнологические разработки находят все большее применение в добыче и переработке полезных ископаемых.

Несомненно, уже полученные и ожидаемые в будущем достижения в области биотехнологии будут использоваться практически во всех сферах человеческой деятельности. В то же время современные иссле-

дования требуют тщательного анализа всех возможных опасных последствий их проведения.

В настоящее время во многих странах, в том числе и в России, активно разрабатываются законы, направленные на то, чтобы ввести в правовые рамки работы по генной инженерии, по практическому использованию трансгенных организмов, а также исследований по клонированию человека. Важно, чтобы новые научные исследования и разработки в биотехнологии были направлены на благо человечества.

Биологические удобрения. Биогумус. Культура тканей. Экологически чистые виды топлива.

? 1. Чем объясняется бурное развитие биотехнологии?
2. Каков вклад биотехнологии в повышение эффективности растениеводства и животноводства?
3. Почему считают, что в медицине биотехнологи добились наибольших успехов?
4. Почему многие ученые и общественные деятели высказывают опасения в связи с развитием биотехнологических исследований и производств?

▶ Обсудите проблемы создания трансгенных организмов и клонирования человека. Какие перспективы открывают эти исследования? К каким негативным последствиям могут привести неконтролируемые исследования в этой области?

Краткое содержание главы

Селекция — наука о выведении новых и совершенствовании существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с необходимыми человеку свойствами. Сортом, породой и штаммом называют популяцию растений животных или микроорганизмов искусственно созданных человеком, которая характеризуется определенным генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками.

Теоретической базой селекции является генетика. Она также использует достижения теории эволюции, молекулярной биологии, биохимии и других биологических наук.

Основные методы селекции включают отбор, гибридизацию, мутагенез. В основе селекции лежит разработанная Ч. Дарвином концепция искусственного отбора. На ранних этапах социальной эволюции человека искусственный отбор был бессознательным. По мере развития цивилизации искусственный отбор стал методическим, при котором человек стал сознательно систематически отбирать существа с определенными качествами. Во второй половине XX в. стали применяться принципиально новые методы — клеточная и генная инженерия. Эти направления легли в основу новой области биологии — биотехнологии.

Биотехнология — это промышленное использование биологических процессов и систем на основе выращивания высокоэффективных форм микроорганизмов, культур клеток и тканей растений и животных с необходимыми человеку свойствами.

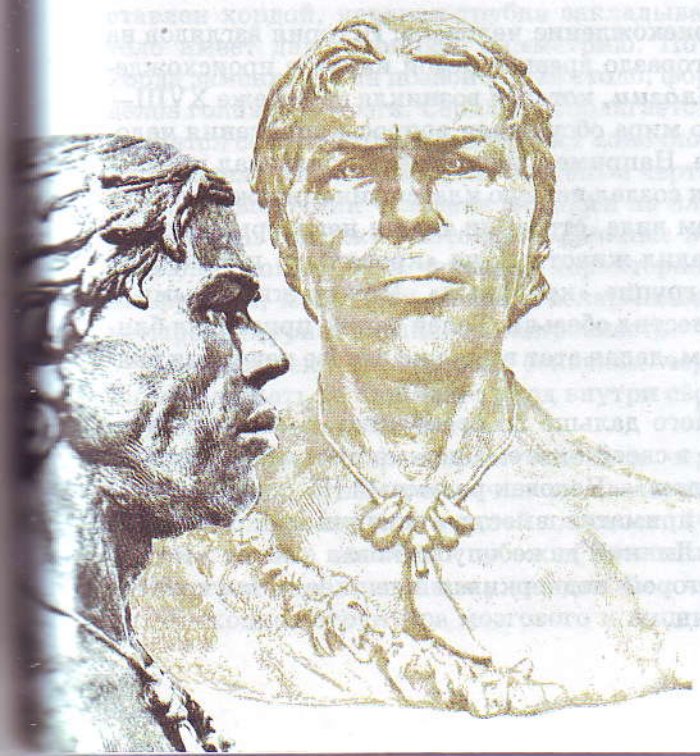
Уже полученные и ожидаемые в будущем достижения в области биотехнологии открывают большие возможности в решении многих проблем, стоящих перед человечеством. В то же время современные биотехнологические исследования требуют тщательного анализа всех возможных опасных последствий их широкого использования.

Глава

7 Антропогенез

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *систематическое положение человека;*
- *основные стадии (этапы) антропогенеза;*
- *о роли биологических и социальных факторов в эволюции человека;*
- *о человеческих расах.*



Эволюция человека, или антропогенез (греч. anthropos — человек, genesis — развитие), — исторический процесс эволюционного становления человека. Он качественно отличается от эволюции других видов организмов, так как является результатом взаимодействия биологических и социальных факторов.

Вопрос происхождения человека всегда интересовал людей. У разных народов и племен существуют различные легенды, сказания, предания, дающие на него ответ. Религиозные учения также предлагают различные объяснения происхождения человека. Научное объяснение этой проблемы ученые смогли дать лишь на основе теории эволюции.

§ 69 Положение человека в системе животного мира

1. К какому виду относят современного человека?
2. Что такое рудименты и атавизмы?

Развитие взглядов на происхождение человека. История взглядов на происхождение человека гораздо древнее самой науки о происхождении человека — ***антропологии***, которая возникла на рубеже XVIII—XIX вв. Ученые античного мира обсуждали вопросы появления человека и его места в природе. Например, Аристотель признавал предками человека животных. Он создал первую классификацию животных, основанную на их внешнем виде, строении тела и некоторых особенностях поведения, и разделил животных на «кровяных» и «бескровных», отнеся человека к группе «кровяных». Между животными и человеком Аристотель поместил обезьян. Гален также признавал близость человека к животным, делая этот вывод на основе изучения анатомического строения.

К. Линней пошел намного дальше по сравнению со своими предшественниками. В 1735 г. в своей книге «Система природы» он выделил род людей с одним видом — Человек разумный (Homo sapiens L.) и поместил его в отряд приматов вместе с низшими и высшими обезьянами. В 1760 г. К. Линней даже опубликовал работу «Родственники человека», в которой подчеркивал внешнее и внутреннее сходство человека и обезьян.

Жан Батист Ламарк в своем труде «Философия зоологии» (1809 г.) указывал на родство человека с обезьянами и предполагал, что человек произошел от древних человекообразных обезьян в результате перехода к прямохождению, причем стадный образ жизни первобытных людей способствовал развитию речи.

Значительный вклад в решение проблемы антропогенеза внес Ч. Дарвин. В своих трудах «Происхождение человека и половой отбор» (1871 г.) и «Выражение эмоций у человека и животных» (1872 г.) он на большом фактологическом материале показал поразительное сходство человека с животными и особенно с человекообразными обезьянами. На основании этого он пришел к выводу о наличии у обезьян и человека общего предка, обратив внимание на влияние социальных факторов в эволюции человека.

Доказательства происхождения человека от животных. В основе современных научных представлений о происхождении человека лежит концепция, в соответствии с которой человек вышел из мира животных.

Данные сравнительной эмбриологии и анатомии ясно показывают черты сходства в строении и развитии тела человека с животными.

Для человека характерны основные черты, присущие *типу Хордовые* и *подтипу Позвоночные*. У человека (как и у всех хордовых) на ранних этапах эмбрионального развития внутренний скелет представлен хордой, нервная трубка закладывается на спинной стороне, тело имеет двустороннюю симметрию. По мере развития эмбриона хорда заменяется на позвоночный столб, формируются череп, пять отделов головного мозга. Сердце располагается на брюшной стороне, появляется скелет парных свободных конечностей.

Для человека характерны основные черты *класса Млекопитающие*. Позвоночник человека разделен на пять отделов, кожа покрыта волосами и содержит потовые и сальные железы. Как и для других млекопитающих, для человека характерно живорождение, наличие диафрагмы, молочных желез и вскармливание детенышей молоком, четырехкамерное сердце, теплокровность.

Для человека характерны основные черты *подкласса Плацентарные*. Мать вынашивает плод внутри своего тела, и питание плода происходит через плаценту.

Для человека характерны основные черты *отряда Приматы*. К ним можно отнести конечности хватательного типа, наличие ногтей, расположение глаз в одной плоскости (что обеспечивает объемное зрение), замена молочных зубов на постоянные и др.

Много общих признаков у человека и с человекообразными обезьянами: сходная структура мозгового и лицевого отделов черепа, хоро-

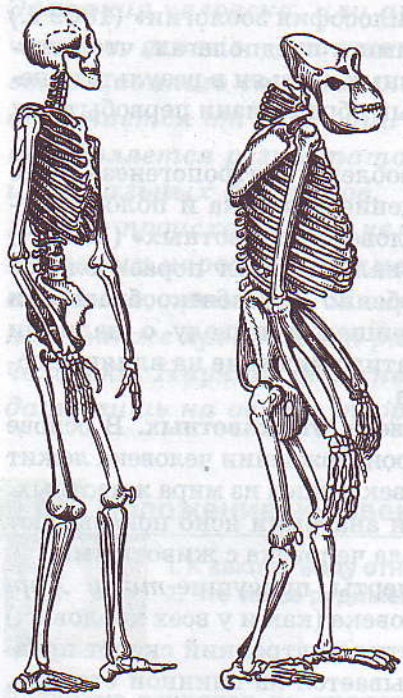


Рис. 104. *Скелеты человека и обезьяны*

шо развитые лобные доли головного мозга, большое число извилин коры больших полушарий, исчезновение хвостового отдела позвоночника, развитие мимической мускулатуры и др. (рис. 104). Кроме морфологических признаков о сходстве человека и человекообразных обезьян, свидетельствует и ряд других данных: сходные резус-факторы, антигены групп крови (АВ0); наличие менструального периода и беременности длительностью 9 месяцев, как у шимпанзе и гориллы; сходная чувствительность к возбудителям одних и тех же болезней и т. д.

В последнее время широко применяются методы определения эволюционного родства организмов путем сравнения их хромосом и белков. Родство между видами тем больше, чем больше сходство между белками. Исследования показали, что белки человека и шимпанзе сходны на 99%.

О родстве человека с животными свидетельствует также наличие у человека атавизмов (наружный хвост, многососковость, обильный волосяной покров на лице и др.) и рудиментов (аппендикс, ушные мышцы, третье веко и др.) (рис. 105).

Систематическое положение современного человека. Царство Животные, подцарство Многоклеточные, тип Хордовые, подтип Позвоночные (Черепные), класс Млекопитающие, подкласс Плацентарные, отряд Приматы, подотряд Человекообразные, семейство Люди (Гоминиды), род Человек (Homo), вид Человек разумный (Homo sapiens), подвид Homo sapiens sapiens.

Поскольку в настоящее время к виду Человек разумный также относят вымерший подвид *Человек разумный неандертальский*, то полное название современного человека — ***Человек разумный разумный* (*Homo sapiens sapiens*).**

Как писал Ч. Дарвин, «...животные — наши братья по боли, болезням, смерти, страданию и голоду, наши рабы в самой тяжелой работе,

Рис. 105. *Атавизмы и рудименты*

наши товарищи в наших удовольствиях — все они ведут, может быть, свое происхождение от одного общего с нами предка — нас всех можно было бы слить вместе».

Отличия человека от животных. Однако между человеком и животными существуют коренные отличия. Только для человека характерно истинное прямохождение. В связи с этим в строении скелета человека произошли характерные изменения: позвоночник приобрел S-образную форму, появилась сводчатость стопы, большой палец нижних конечностей приблизился к остальным и принял на себя функцию опоры, тазовые кости стали более широкими, произошло уплощение грудной клетки в переднезаднем направлении.

Освободившиеся верхние конечности с гибкими кистями и противопоставленным большим пальцем превратились в органы труда.

В черепе человека мозговой отдел преобладает над лицевым. Средняя масса мозга человека составляет 1350—1500 г, тогда как гориллы и шимпанзе — всего лишь 460—600 г.

Человек обладает сознанием и абстрактным мышлением, способен общаться с помощью речи (вторая сигнальная система) и абстрактных символов (письмо), а также передавать и воспринимать знания, на-

копленные предыдущими поколениями. Он создал искусство и науку. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

Антропология. Человек разумный разумный (Homo sapiens sapiens).

1. Какая концепция лежит в основе современных научных представлений о происхождении человека?
2. Какие данные указывают на связь человека с животными?
3. Каково систематическое положение современного человека?
4. Какие коренные отличия существуют между человеком и животными? Чем их можно объяснить?

§ 70 Основные стадии антропогенеза

1. **Какие виды человекообразных обезьян вам известны?**
2. **Как можно объяснить наличие у человека атавизмов и рудиментов? Что это доказывает?**

Современные взгляды на развитие человека. Широко распространено мнение, что человек произошел от человекообразных обезьян. Это не совсем верно.

Развитие человека и человекообразных обезьян — это не последовательные ступени, а параллельные ветви эволюции, расхождение между которыми с эволюционной точки зрения очень глубокое.

Находки палеонтологов свидетельствуют, что приматы появились около 70 млн лет назад.

Примерно 30—40 млн лет назад от общей исходной формы разошлись две ветви эволюции: первая, приведшая к современным высшим обезьянам, и вторая, развитие которой в конечном счете привело к появлению человека современного анатомического типа. В дальнейшем представители этих ветвей в течение многих миллионов лет развивались независимо друг от друга. В ходе эволюции у представителей каждой из двух ветвей выработались специфические особенности биологической организации, связанные с приспособлением к соответствующему образу жизни.

Древнейшими общими предками человека и человекообразных обезьян (антропоидов) принято считать ***парапитеков*** — малоспеци-

ализированных высших обезьян, которые вели как древесный, так и наземный образ жизни. От них произошла вымершая впоследствии сборная группа обезьян — ***дриопитеки***.

Ученые считают, что именно от какой-то группы дриопитеков, например рамапитеков, начинается эволюционная линия гоминид. (рис. 106).

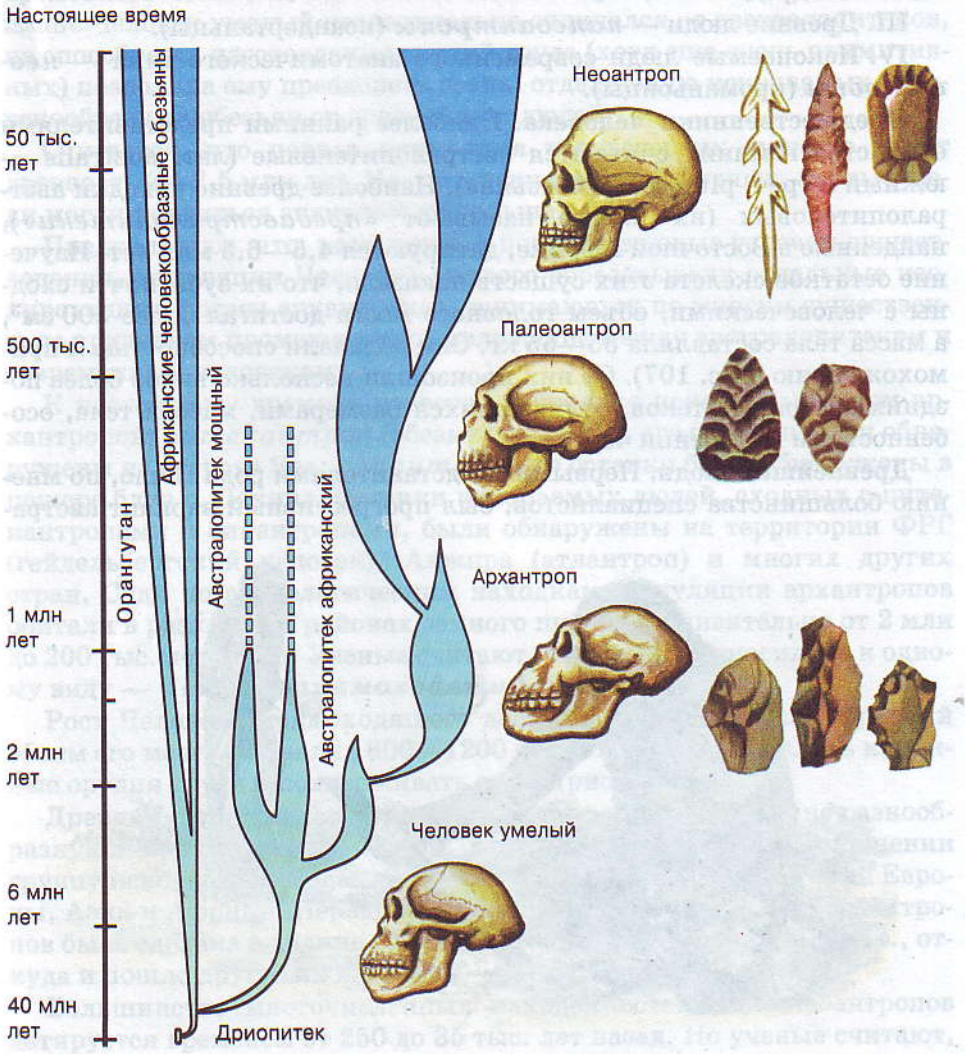


Рис. 106. *Общая схема происхождения человека*

Отечественные антропологи, внесшие большой вклад в разработку теории эволюции человека, выделяют четыре *стадии антропогенеза*.

I. Предшественники человека — ***австралопитековые***.

II. Древнейшие люди — прогрессивные австралопитеки, ***архантропы*** (питекантропы, синантропы, атлантропы, гейдельбергский человек и др.).

III. Древние люди — ***палеоантропы*** (неандертальцы).

IV. Ископаемые люди современного анатомического типа — ***неоантропы*** (кроманьонцы).

Предшественники человека. Наиболее ранними представителями семейства гоминид считаются австралопитековые (лат. australis — южный и греч. pithecos — обезьяна). Наиболее древние находки австралопитековых (их иногда называют *«предавстралопитеки»*), найденные в Восточной Африке, датируются 4,5—6,5 млн лет. Изучение остатков скелета этих существ показало, что их зубы почти сходны с человеческими, объем головного мозга достигал более 500 $см^3$, а масса тела составляла 35—55 кг. Они обладали способностью к прямохождению (рис. 107). От них произошли несколько видов более поздних австралопитеков, отличавшихся размерами, массой тела, особенностями в строении черепа.

Древнейшие люди. Первыми представителями рода Homo, по мнению большинства специалистов, был прогрессивный вариант австра-

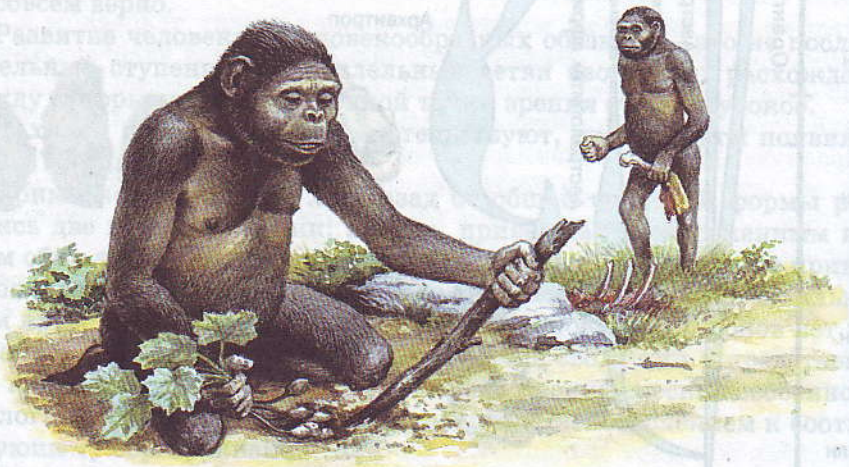


Рис. 107. *Австралопитеки*

лопитека — ***Человек умелый*** (H. habilis). Это название связано с тем, что эти существа умели изготовлять примитивные режущие и рубящие орудия из гальки.

Рост Человека умелого достигал 150 см, объем мозга был на 100 см^3 больше, чем у других австралопитеков и имел массу до 650 г. Он имел зубы человеческого типа, а первый палец стопы, как и у современного человека, не был отведен в сторону. В морфологическом плане Человек умелый незначительно отличался от австралопитеков, но способность изготовления орудий труда (хотя еще очень примитивных) позволила ему преодолеть грань, отделявшую ископаемых человекообразных обезьян от древнейших людей.

Считается, что первая популяция человеческих существ имеет древность 2—2,5 млн лет. Но, по мнению многих ученых, первые люди могли появиться значительно раньше.

Предполагают, что, расселяясь и попадая в новые условия существования, популяции Человека умелого образовывали отдельные изолированные формы архантропов, занимающих по многим существенным признакам промежуточное положение между австралопитеком и современным человеком.

К настоящему времени известно несколько ископаемых форм архантропов: *питекантроп* (обезьяночеловек), его останки были обнаружены на острове Ява; *синантроп*, его останки были обнаружены в пещере близ г. Пекина. Останки ископаемых людей, сходных с питекантропами и синантропами, были обнаружены на территории ФРГ (гейдельбергский человек), Алжира (атлантроп) и многих других стран. Судя по археологическим находкам, популяции архантропов обитали в различных районах земного шара приблизительно от 2 млн до 200 тыс. лет назад. Ученые считают, что все они относились к одному виду — ***Человек прямоходящий*** (H. erectus).

Рост Человека прямоходящего достигал 160 см и более. Средний объем его мозга составлял 800—1200 см^3. Он умел изготовлять каменные орудия труда и поддерживать огонь (рис. 108).

Древние люди. Палеоантропы представляли собой крайне разнообразную как в морфологическом, так и хронологическом отношении группу ископаемых людей. Они заселяли обширные территории Европы, Азии и Африки. Первая находка скелетных останков палеоантропов была сделана в долине реки Неандерталь в Германии в 1856 г., откуда и пошло другое их название — *неандертальцы*.

Большинство многочисленных находок останков палеоантропов датируется временем от 250 до 35 тыс. лет назад. Но ученые считают, что палеоантропы появились значительно раньше.

Древние люди имели объем черепной коробки около 1400 см^3, изготовляли разнообразные каменные орудия (рубила, скребла, остроконечники и др.), обладали зачатками членораздельной речи (рис. 109).

Ученые еще не пришли к общему мнению о месте и роли неандертальцев в антропогенезе и выдвинули три гипотезы:

Рис. 108. *Человек прямоходящий*

Рис. 109. *Неандертальцы*

— неандертальцы — прямые предки человека современного типа;

— неандертальцы внесли некоторый генетический вклад в генофонд человека современного типа;

— неандертальцы являются боковой тупиковой ветвью эволюции гоминидов.

Многие находки ископаемых останков в разных регионах свидетельствуют о значительной изменчивости популяций ранних неандертальцев. В настоящее время неандертальцев считают одним из подвидов Человека разумного.

Люди современного анатомического типа. Последняя стадия эволюции человека — современные люди, или неоантропы. Впервые костные останки неоантропов были найдены в гроте Кро Маньон во Франции в 1868 г., откуда и пошло другое название — *кроманьонцы*.

В целом кроманьонцы уже не имели существенных отличий от ныне живущих людей. Рост их составлял до 180 см, объем мозга — до 1600 $см^3$. Мозговой отдел их черепа преобладал над лицевым, сплошной надглазничный валик отсутствовал, развитый подбородочный выступ указывал на то, что они смогли общаться с помощью членораздельной речи (рис. 110).

Не окончательно решенным остается вопрос о возникновении подвида H. sapiens sapiens, к которому принадлежит современное человечество.

Рис. 110. *Кроманьонцы*

Анализ палеонтологических материалов показал, что можно выделить три типа ископаемых людей, живших одновременно: неандертальцев, людей современного типа и промежуточные формы. Это дает основание предположить, что неандертальцы и кроманьонцы долгое время сосуществовали рядом и нередки были случаи смешения (метисация). Остатки подобных промежуточных форм предков современных людей, в которых сочетались черты и неандертальцев, и кроманьонцев недавно были найдены на Ближнем Востоке на территории современного Израиля.

После длительного сосуществования двух подвидов гоминид, примерно 40 тыс. лет назад, произошел демографический взрыв в популяциях людей современного анатомического типа, который сопровождался увеличением плотности населения и прогрессивными изменениями в области материальной культуры. В тяжелых условиях ледникового периода неандертальцы, очевидно, не выдержали конкурентной борьбы с кроманьонцами, были ими вытеснены и, возможно, частично истреблены.

Дальнейшие исследования палеоантропологов и специалистов других специальностей, несомненно, внесут ясность в еще не решенные вопросы антропогенеза.

Парапитеки. Дриопитеки. Австралопитеки. Архантропы. Палеоантропы. Неоантропы. Питекантропы. Неандертальцы. Кроманьонцы. Человек умелый. Человек прямоходящий.

? 1. Какие стадии принято выделять в антропогенезе?
2. Почему Человека умелого считают первым представителем рода Homo?
3. На основании каких признаков можно предположить, что неандертальцы в эволюционном плане занимали более высокое положение, чем питекантропы?
4. По каким признакам кроманьонцев относят к людям современного типа?

Взгляды ученых на эволюцию человека менялись (рис. 111). До конца 70-х гг. XX в. считали, что у истоков эволюционной линии гоминид стоит один из дриопитеков — *рамапитек*. Позднее предположили, что рамапитек, скорее всего, является предшественником орангутана. А предшественниками гоминид были высшие приматы из группы дриопитеков, обладавшие чертами сходства с представителями рамапитеков, но непохожие на орангутанов и их предшественников.

§ 71 Движущие силы антропогенеза

1. Какие факторы биологической эволюции вам известны?
2. Что является элементарной эволюционной единицей?
3. Какие виды борьбы за существование вы знаете?

Биологические факторы антропогенеза. Историческое развитие человека осуществлялось под влиянием тех же факторов биологической эволюции, что и для остальных видов живых организмов: мутаций, дрейфа генов, изоляции и естественного отбора. На ранних этапах эволюции человека решающее значение имел отбор на лучшую приспособляемость к меняющимся условиям окружающей среды. Важнейшим этапом на пути превращения обезьяноподобных существ в человека стало прямохождение. Освободившиеся от функции опоры и передвижения руки превратились в орган, использующий орудия труда. В связи с этим шел отбор особей, более способных изготовлять и использовать орудия для добывания пищи и защиты от врагов. Отбор способствовал закреплению таких особенностей организации предков человека, как прямохождение, направленное совершенствование кисти руки и развитие головного мозга.

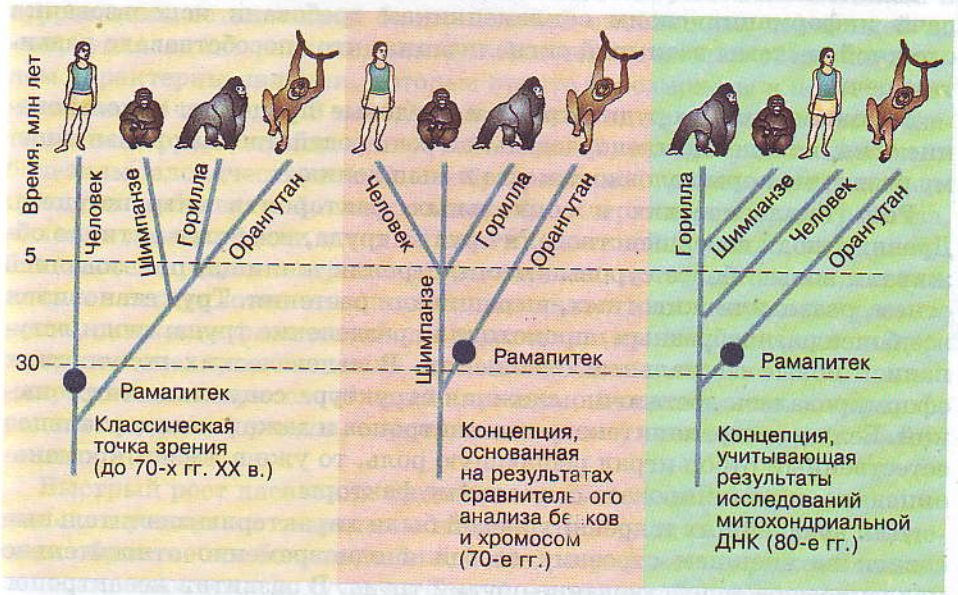


Рис. 111. *Изменение взглядов на эволюцию человека*

Социальные факторы антропогенеза. Однако для антропогенеза характерно такое уникальное для живой природы явление, как все большее усиление влияния на эволюцию ***социальных факторов*** — *трудовой деятельности, общественного образа жизни, речи и мышления.*

Групповое сотрудничество обеспечивало предкам человека бóльшую безопасность в условиях открытых ландшафтов, возможность охоты на крупных животных, освобождение времени для изготовления более совершенных орудий, воспитания детей, заботы о стариках и т. п.

Совершенствование орудий труда было возможным лишь при условии передачи приемов их изготовления новому поколению. Это способствовало повышению роли людей старшего поколения, имевших опыт охоты, изготовления орудий, знавших съедобные и лекарственные растения, умевших ориентироваться на местности и т. д. В борьбе за существование побеждали те группы древних людей, в которых старики передавали свой опыт молодым. Популяции людей, лучше изготовлявшие и использовавшие орудия, вытесняли отстающие популяции в районы, менее благоприятные для жизни, что вело к их исчезновению.

Коллективная охота, трудовая деятельность, необходимость передачи информации своим соплеменникам требовали использования сложной системы взаимной сигнализации, что способствовало развитию речи.

Усложнившиеся орудия труда и трудовые процессы, использование огня, появление членораздельной речи содействовали дальнейшему развитию коры головного мозга и мышлению.

Роль биологических и социальных факторов в антропогенезе. Древние люди совершенствовали орудия труда, все более активно обживали новые, более суровые места, строили жилища, пользовались огнем, разводили животных, выращивали растения. Труд становился все более разнообразным, происходило разделение труда, люди вступали в новые социальные отношения. В человеческих популяциях сформировалась достаточно сложная структура социальных отношений. Если у австралопитеков, питекантропов и даже у неандертальцев естественный отбор играл решающую роль, то уже в жизни кроманьонцев стали доминировать социальные факторы.

Для древнейших и древних людей были характерны значительные сдвиги во внешнем строении особей и одновременно относительно медленное совершенствование орудий труда. В развитии неоантропов появляется иная закономерность — физический облик человека по-

чти не изменился за последние 40 тыс. лет, но происходили интенсивное обогащение духовного мира, рост интеллекта, гигантская скорость развития производства. Для современного человека ведущими и определяющими стали общественно-трудовые отношения.

В результате социального развития Человек разумный приобрел решающие преимущества среди всех живых существ. Но это не означает, что возникновение социальной сферы отменило действие биологических факторов, она лишь изменила их проявление. Homo sapiens как вид является составной частью биосферы и продуктом ее эволюции. Закономерности биологических процессов, происходящих на клеточном уровне и имеющих универсальное значение в природе, в полной мере характерны и для человека.

Но человек, используя достижения науки и техники, в значительной мере освободился от давления лимитирующих факторов окружающей среды. Преобразуя естественную среду, человечество создало условия для роста своей популяции.

Современные проблемы человеческого общества. Рост численности человеческой популяции отнюдь не способствует повышению биологического качества людей. Стремление всемерно облегчить физический и умственный труд, техническая информатизация общества усугубляют это положение. Люди все больше пользуются имитациями и суррогатами естественной биологической активности, доходящей до «виртуализации» реальной жизни. Для человеческого общества в целом характерны явления, которые просто невозможны в популяциях животных в природе. В человеческой популяции накапливается генетический груз наследственных заболеваний, предрасположенность к болезням, злокачественные новообразования, огромное число инфекционных заболеваний, психические и аллергические расстройства, явления дезадаптации и т. д. У многих жителей больших городов наблюдаются признаки стресса перенаселения, которые иногда встречаются и в переуплотненных популяциях животных: неврозы, агрессивность, снижение физической плодовитости и др. Многие люди поддерживают свое существование и дееспособность только с помощью искусственных приспособлений (протезы, механические стимуляторы деятельности органов, слуховые аппараты, очки и т. д.) и лекарственных препаратов.

Быстрый рост населения создает не только экономические проблемы, но и усиливает социальное неравенство среди людей. В человеческом обществе все больше наблюдается разрыв между максимальными возможностями получения благ и их реальной доступностью для большинства людей. В современной человеческой цивилизации на-

блюдается такая степень неравенства жизненных шансов у людей, какой никогда не бывает в природе в пределах одного стабильного вида животных.

В настоящее время человечество начинает понимать, что природные ресурсы на нашей планете крайне ограниченны, в то же время основой современной цивилизации являются рыночная экономика и общество потребления. Сегодня стимулируются потребности и вырабатывается продукция, которые не только не являются необходимостью для жизни человека, но и направлены против нее (оружие, отравляющие вещества, наркотики, алкоголь, табак и т. д.).

Такое положение не может продолжаться бесконечно долго, так как в конечном счете неизбежно приведет к кризису современной человеческой цивилизации и, возможно, к деградации и исчезновению Человека разумного как вида.

Социальные факторы антропогенеза: трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление.

1. Какие факторы имели решающее значение на начальных этапах антропогенеза?
2. Какие социальные факторы антропогенеза вам известны?
3. Почему в начале процесса антропогенеза происходили быстрые изменения в морфолого-анатомическом строении человека, а в последние 40 тыс. лет облик человека практически не изменяется?
4. Чем объясняется быстрый рост населения нашей планеты?
5. Можно ли считать, что эволюция человека прекратилась?

§ 72 Прародина человека

1. **Какие признаки свидетельствуют о происхождении человека от животных?**
2. **Какие ископаемые формы предков современного человека вам известны?**
3. **Какие факторы антропогенеза обеспечили развитие прямохождения?**

Гипотезы о происхождении человека. Ученые едины во мнении, что прямохождение явилось решающим фактором, благодаря которому у обезьяноподобных предков человека высвободились передние ко-

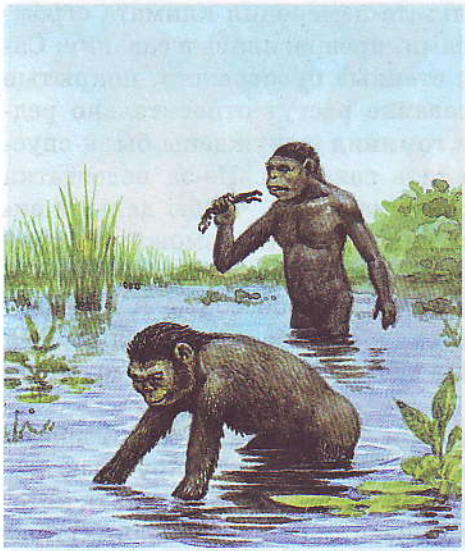


Рис. 112. *Гипотеза околоводного происхождения предков человека*

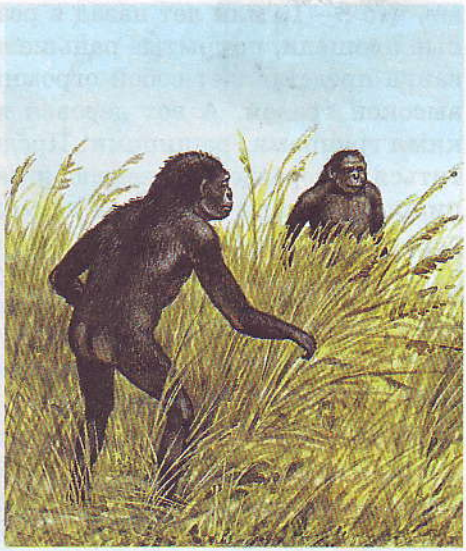


Рис. 113. *Гипотеза происхождения предков человека на открытых пространствах саванн*

нечности и стало возможным применять орудия в виде палок и камней для добывания пищи и защиты от врагов. Но что заставило предка человека перейти к прямохождению? На этот счет существует ряд гипотез. В конце 80-х годов XX в. антрополог Ян Линдблад выдвинул гипотезу околоводного происхождения предков человека (рис. 112). Согласно ей, обезьяноподобные существа, жившие на илистых отмелях, вынуждены были подниматься на задние конечности при поиске пищи в воде и при переходе водных пространств вброд. Это способствовало формированию прямохождения. Отыскивание пищи в иле требовало подвижности пальцев, что привело к превращению передних конечностей в руки. Для разбивания раковин моллюсков они использовали камни. Высасывание содержимого через пробоины в раковинах развивало подвижность губ и языка, что в дальнейшем способствовало возникновению речи. Тепло в воде обеспечивает жировой слой, а намокающий волосяной покров становился ненужным и постепенно исчезал. Так возникли безволосые, способные передвигаться на двух ногах предки человека.

Несмотря на оригинальность данной гипотезы, большинство ученых придерживаются другой точки зрения (рис. 113). Они счита-

ют, что 8—10 млн лет назад в результате изменения климата огромные площади, покрытые раньше лесами, превратились в саванну. Саванна представляет собой огромные степные пространств, покрытые высокой травой. А вот деревья в саванне растут относительно редкими группами, рощицами. Предки гоминид вынуждены были спуститься с деревьев на землю и заселить саванны. Из-за недостатка пищи они стали охотиться на мелких животных. Чтобы дальше видеть поверх высокой травы как хищников, так и возможную добычу, они вынуждены были регулярно привставать с четверенек. В более выгодном положении оказывались особи, способные к передвижению на задних конечностях. Именно в этом направлении шел естественный отбор, что в конечном счете привело к прямохождению.

Находясь в стае, предки гоминид были лучше защищены от врагов и могли охотиться, используя камни и палки, даже на крупных животных. В дальнейшем под действием факторов антропогенеза, о которых мы говорили выше, процесс гоминизации (очеловечивания) привел к появлению первых людей.

Гипотезы о прародине человека. Но где находилась прародина человека? В каком районе нашей планеты протекали самые ранние стадии антропогенеза? Палеонтологи, антропологи и археологи в качестве возможных центров зарождения человечества называли самые различные районы Земли. Наиболее часто — Африку и Южную Азию. Это объясняется тем, что именно в этих районах были обнаружены останки рамапитеков, имевших прогрессивные признаки. Но в настоящее время большинство ученых считают, что судьба процесса гоминизации оказалась разной на азиатском и африканском континентах. В плиоцене (примерно 7—8 млн лет назад) в Южной Азии резко изменился климат. Условия жизни стали неблагоприятными для гоминид, что привело их к вымиранию или переселению в другие районы земного шара.

В Африке, особенно в ее восточной приэкваториальной части, наоборот, сложились очень благоприятные условия для жизни гоминид. Поэтому здесь процесс гоминизации продолжался, и гоминиды достигли такого уровня, когда они уже полностью отделились от животных и приобрели специфические человеческие черты.

Очевидно, сформировавшись в Африке, древнейшие люди мигрировали в Азию и на другие континенты. Затем в Азии антропогенез шел очень активно. В результате здесь выделились группы, относящиеся к Человеку прямоходящему. Они активно расселялись, зани-

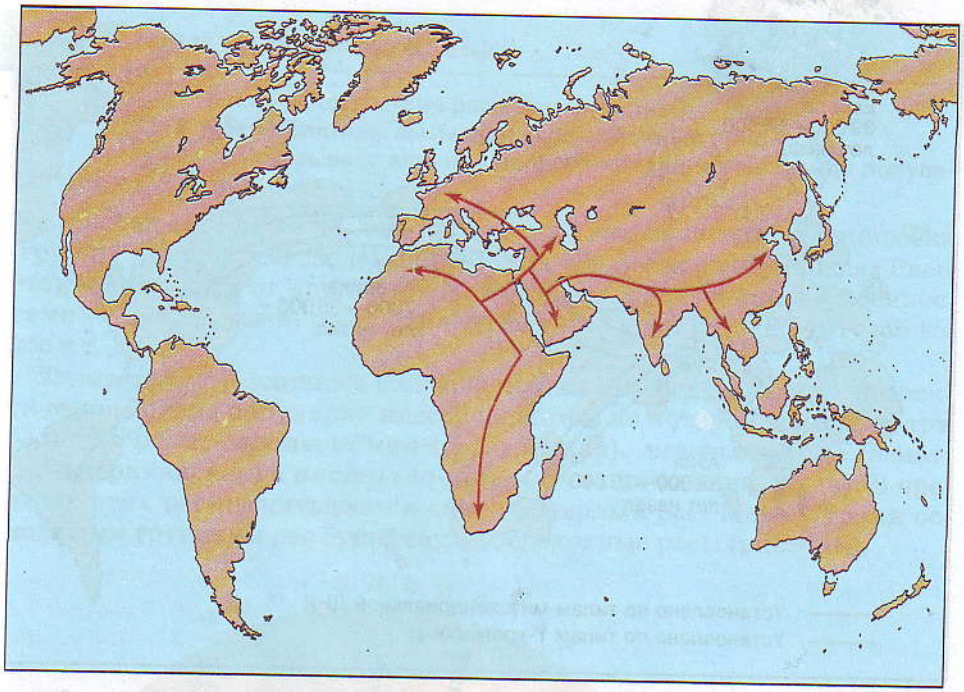


Рис. 114. *Пути миграции Человека прямоходящего*

мая новые районы, и, возможно, вернулись в Африку (рис. 114). Можно предположить, что в Африке происходила метисация африканских и азиатских типов древних людей, что могло способствовать процессу антропогенеза.

В конце XX в. свой вклад в решение проблемы происхождения человека стали вносить молекулярная биология и генетика. Для выяснения времени и места появления человека современного типа стали использовать молекулярно-генетические методы. Так, анализ мирового распределения изменчивости структуры митохондриальной ДНК, проведенный американскими исследователями, позволил им предположить, что люди современного типа появились южнее Сахары около 200 тыс. лет назад. Ученые установили, что численность популяции в период видообразования составляла около 10 000 человек.

В настоящее время большинство ученых считают, что люди современного физического типа появились в Африке и оттуда мигрировали

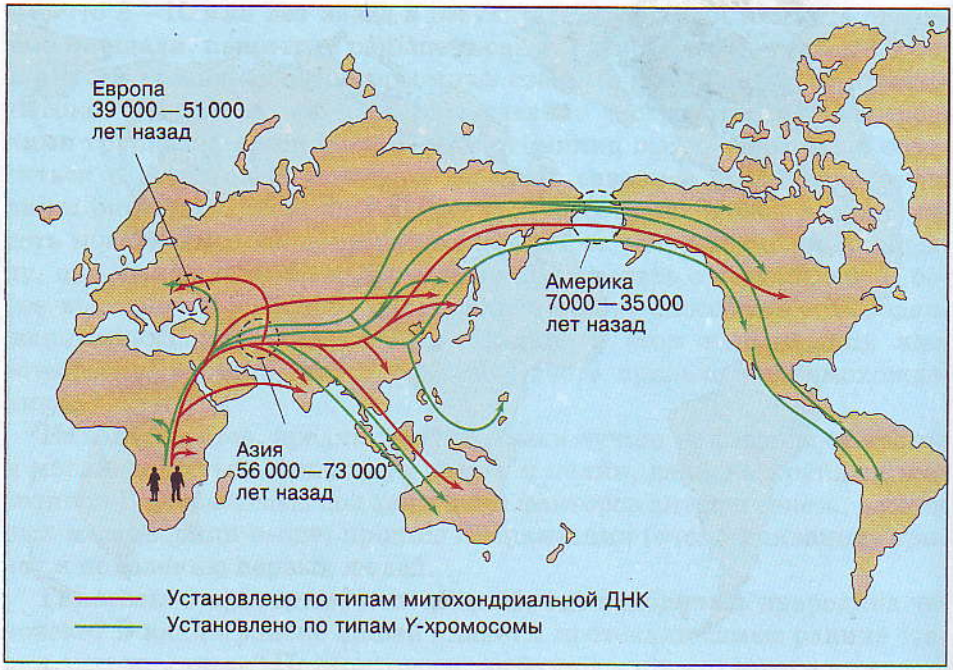


Рис. 115. *Пути и даты расселения неоантропов (по генетическим данным)*

в другие районы, замещая там архаичные человеческие группы (рис. 115).

Таким образом, вероятнее всего, прародиной древнейших гоминид и людей современного физического типа являлась Африка.

Прародина.

? 1. В связи с чем ученые считают, что прямохождение было важнейшим этапом ранней стадии антропогенеза?

2. Что могло способствовать формированию прямохождения у предков человека?

3. Почему большинство ученых считают Африку прародиной человека?

4. Какова предположительная численность популяции предков человека в период видообразования?

5. Какие изменения в климате Африки могли способствовать появлению прямохождения?

§ 73 Расы и их происхождение

1. Какие человеческие расы вам известны?
2. Какие факторы вызывают эволюционный процесс?
3. Что оказывает влияние на формирование генофонда популяции?

Человеческие расы — это исторически сложившиеся группировки (группы популяций) людей внутри вида Homo sapiens sapiens. Расы отличаются друг от друга второстепенными физическими особенностями — цветом кожи, пропорциями тела, разрезом глаз, структурой волос и т. д.

Существуют различные классификации человеческих рас. В практическом плане популярна классификация, по которой выделяют три большие расы: *европеоидная* (евразийская), *монголоидная* (азиатско-американская) и *австрало-негроидная* (экваториальная). В пределах этих рас насчитывается около 30 малых рас. Между тремя основными группами рас существуют переходные расы (рис. 116).

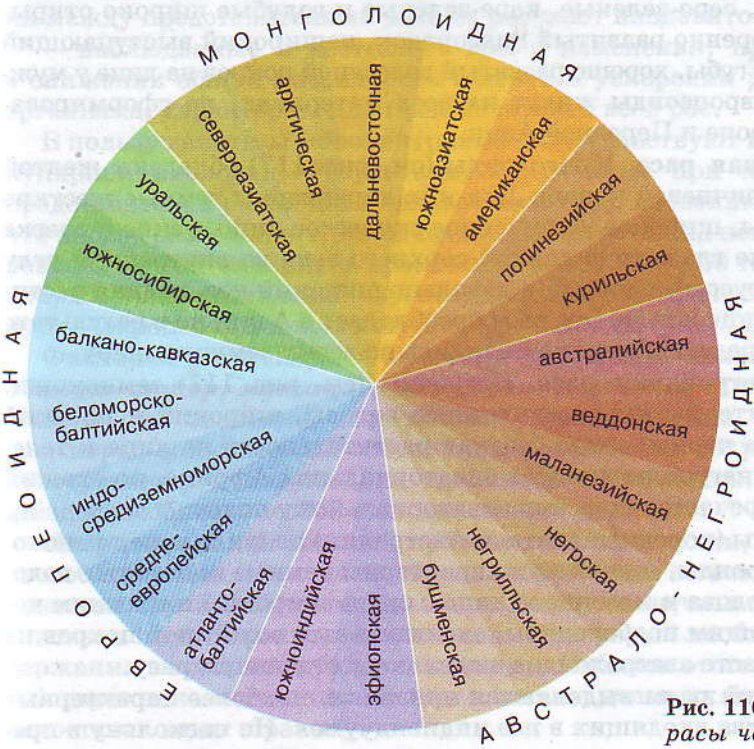


Рис. 116. *Современные расы человека*

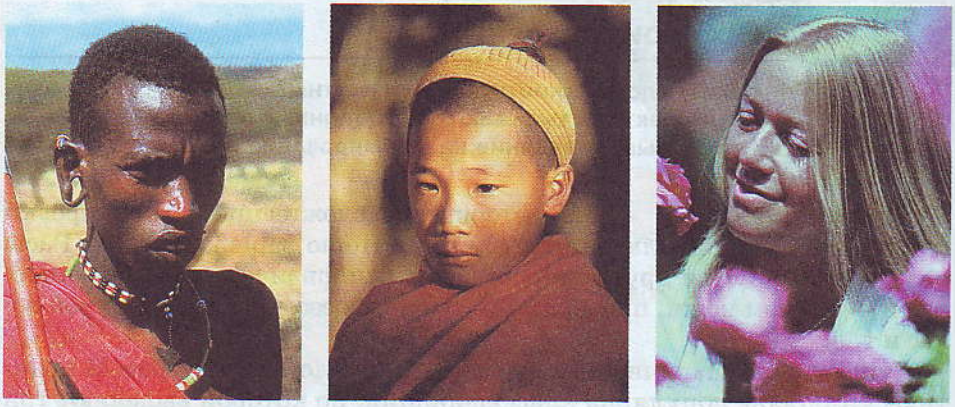


Рис. 117. *Представители негроидной, монголоидной и европеоидной рас*

Европеоидная раса. Для людей этой расы (рис. 117) характерны светлая кожа, прямые или волнистые светло-русые или темно-русые волосы, серые, серо-зеленые, каре-зеленые и голубые широко открытые глаза, умеренно развитый подбородок, нешироκий выступающий нос, нетолстые губы, хорошо развитый волосяной покров на лице у мужчин. Сейчас европеоиды живут на всех материках, но сформировались они в Европе и Передней Азии.

Монголоидная раса. Монголоиды (см. рис. 117) обладают желтой или желто-коричневой кожей. Для них характерны темные жесткие прямые волосы, широкое уплощенное скуластое лицо, узкие и слегка раскосые карие глаза со складкой верхнего века во внутреннем углу глаза (эпикантусом), плоский и довольно широкий нос, редкая растительность на лице и теле. Эта раса преобладает в Азии, но в результате миграции ее представители расселились по всему земному шару.

Австрало-негроидная раса. Негроиды (см. рис. 117) темнокожи, для них характерны курчавые темные волосы, широкий и плоский нос, карие или черные глаза, редкая растительность на лице и теле. Классические негроиды живут в экваториальной Африке, но схожий тип людей встречается по всему экваториальному поясу.

Австралоиды (коренные жители Австралии) почти так же темнокожи, как и негроиды, но для них характерны темные волнистые волосы, крупная голова и массивное лицо с очень широким и плоским носом, выступающим подбородком, значительный волосяной покров на лице и теле. Часто австралоидов выделяют в отдельную расу.

Для описания расы выделяются признаки, наиболее характерные для большинства входящих в нее индивидуумов. Но поскольку в пре-

делах каждой расы имеются громадные вариации наследственных характеристик, то практически невозможно найти индивидуумов со всеми признаками, присущими расе.

Гипотезы расогенеза. Процесс возникновения и становления человеческих рас называется ***расогенезом***. Существуют различные гипотезы, объясняющие происхождение рас. Одни ученые (*полицентристы*) считают, что расы возникли независимо друг от друга от разных предков и в разных местах.

Другие (моноцентристы) признают общность происхождения, социально-психического развития, а также одинаковый уровень физического и умственного развития всех рас, возникших от одного предка. Гипотеза моноцентризма является более обоснованной и доказательной.

Доказательствами данной гипотезы можно считать следующие факты:

— различия между расами касаются второстепенных признаков, так как основные признаки были приобретены человеком задолго до расхождения рас;

— генетическая изоляция между расами отсутствует, так как браки между представителями разных рас дают плодовитое потомство;

— наблюдаемые в настоящее время изменения, проявляющиеся в снижении общей массивности скелета и ускорении развития всего организма, характерны для представителей всех рас.

В пользу гипотезы моноцентризма свидетельствуют и данные молекулярной биологии. Результаты, полученные при изучении ДНК представителей различных человеческих рас, позволяют утверждать, что первое разделение единой африканской ветви на негроидную и европеоидно-монголоидную произошло около 40—100 тыс. лет назад. Вторым было разделение европеоидно-монголоидной ветви на западную — европеоиды и восточную — монголоиды (рис. 118).

Факторы расогенеза. Факторами расогенеза являются *естественный отбор*, *мутации*, *изоляция*, *смешение популяций* и др. Наибольшее значение, особенно на ранних стадиях формирования рас, играл естественный отбор. Он способствовал сохранению и распространению в популяциях адаптивных признаков, повышавших жизнеспособность особей в определенных условиях.

Например, такой расовый признак, как цвет кожи, является приспособительным к условиям обитания. Действие естественного отбора в данном случае объясняется связью между солнечным освещением и синтезом противорахитного витамина D, который необходим для поддержания в организме баланса кальция. Избыток этого витамина способствует накапливанию кальция в костях, делая их более хрупкими, недостаток ведет к рахиту.

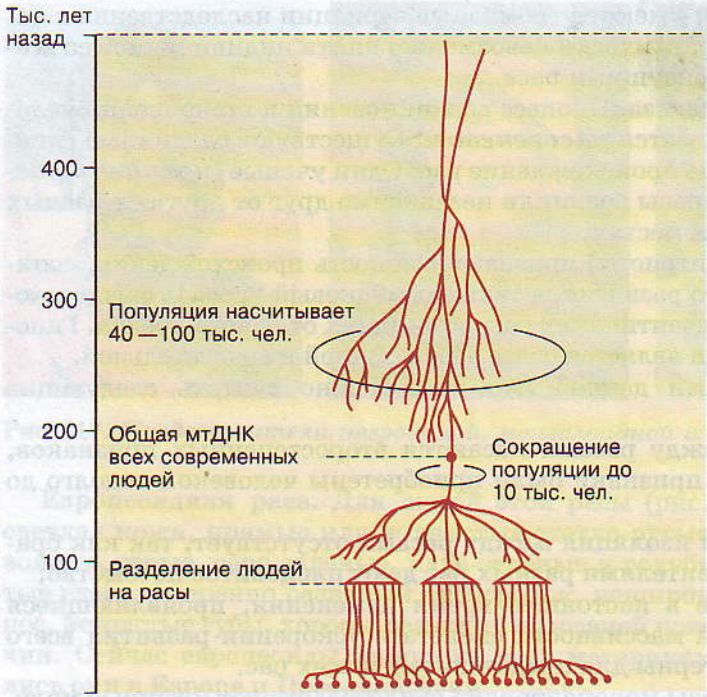


Рис. 118. *Генеалогия людей. Расхождение генетических линий, рассчитанное по частоте мутирования митохондриальной ДНК*

Чем больше меланина в коже, тем меньше солнечной радиации проникает в организм. Светлая кожа способствует более глубокому прохождению солнечного света в ткани человека, стимулируя синтез витамина D в условиях недостатка солнечной радиации.

Другой пример — выступающий нос у европеоидов удлиняет носоглоточный путь, что способствует нагреванию холодного воздуха и защищает от переохлаждения гортань и легкие. Наоборот, очень широкий и плоский нос у негроидов способствует большей теплоотдаче.

Критика расизма. Рассматривая проблему расогенеза, необходимо остановиться на ***расизме*** — антинаучной идеологии о неравенстве человеческих рас.

Расизм зародился еще в рабовладельческом обществе, но основные расистские теории были сформулированы в XIX в. В них обосновывались преимущества одних рас над другими, белых над черными, выделялись «высшие» и «низшие» расы.

В фашистской Германии расизм был возведен в ранг государственной политики и служил оправданием уничтожения «неполноценных» народов на оккупированных территориях.

В США вплоть до середины XX в. расисты пропагандировали превосходство белых над черными и недопустимость межрасовых браков.

Интересно, что если в XIX в. и в первой половине XX в. расисты утверждали превосходство белой расы, то во второй половине XX в. появились идеологи, пропагандирующие превосходство черной или желтой расы. Таким образом, расизм никак не связан с наукой и призван оправдать чисто политические и идеологические догмы.

Любой человек, независимо от расовой принадлежности, является «продуктом» собственной генетической наследственности и социальной среды. В настоящее время общественно-экономические отношения, развивающиеся в современном человеческом обществе, могут оказать влияние на будущее рас. Предполагают, что в результате подвижности популяций человека и межрасовых браков в будущем может сформироваться единая человеческая раса. В то же время в результате межрасовых браков могут сформироваться новые популяции с собственными специфическими сочетаниями генов. Так, например, в настоящее время на Гавайских островах на основе метисации европеоидов, монголоидов и полинезийцев происходит формирование новой расовой группы.

Итак, расовые различия являются результатом приспособления людей к определенным условиям существования, а также исторического и общественно-экономического развития человеческого общества.

Человеческие расы. Европеоидная, монголоидная, австрало-негроидная расы. Расогенез. Расизм.

1. Что такое человеческие расы?
2. Какие факторы оказывали влияние на расогенез?
3. Чем можно объяснить формирование физических признаков, характеризующих различные расы?
4. В чем заключается различие в действии естественного отбора при видообразовании и расогенезе?
5. Почему можно утверждать, что с биологической точки зрения все расы равноценны?
6. Какие доказательства свидетельствуют в пользу гипотезы моноцентризма?
7. Почему расовые теории нельзя считать научными?

Обсудите проблемы межрасовых отношений и межрасовых браков в современном обществе.

Краткое содержание главы

Эволюция человека, или антропогенез, — исторический процесс эволюционного становления человека. Он качественно отличается от эволюции других видов живых организмов, так как является результатом взаимодействия биологических и социальных факторов.

В основе современных научных представлений о происхождении человека лежит концепция, в соответствии с которой человек вышел из мира животных.

Развитие человека и человекообразных обезьян — это не последовательные ступени, а параллельные ветви эволюции, расхождение между которыми с эволюционной точки зрения очень глубокое.

Выделяют четыре этапа антропогенеза:

— предшественники человека — австралопитековые;

— древнейшие люди — прогрессивные австралопитеки, архантропы (питекантропы, синантропы, гейдельбергский человек и др.);

— древние люди — палеоантропы (неандертальцы);

— ископаемые люди современного анатомического типа — неоантропы (кроманьонцы).

Историческое развитие человека осуществлялось под влиянием тех же факторов биологической эволюции, что и формирование остальных видов живых организмов. Однако для человека характерно такое уникальное для живой природы явление, как все большее влияние на антропогенез социальных факторов (трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление).

Для современного человека ведущими и определяющими стали общественно-трудовые отношения.

В результате социального развития Человек разумный приобрел безусловные преимущества среди всех живых существ. Но это не означает, что возникновение социальной сферы отменило действие биологических факторов. Социальная сфера лишь изменила их проявление. Homo sapiens как вид является составной частью биосферы и продуктом ее эволюции.

Человеческие расы — это исторически сложившиеся группировки (группы популяций) людей, характеризующиеся сходством морфологических и физиологических черт. Расовые различия являются результатом приспособления людей к определенным условиям существования, а также исторического и общественно-экономического развития человеческого общества.

Выделяют три большие расы: европеоидная (евразийская), монголоидная (азиатско-американская) и австрало-негроидная (экваториальная).

Глава

8 Основы экологии

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *что изучает экология и зачем необходимо знать ее основы каждому человеку;*
- *в чем значение факторов среды: абиотических, биотических и антропогенных;*
- *какую роль играют условия внешней среды и внутренние свойства популяционной группы в процессах изменения ее численности во времени;*

- *о различных типах взаимодействий организмов;*
- *об особенностях конкурентных отношений и факторах, определяющих исход конкурентной борьбы;*
- *о составе и основных свойствах экосистемы;*
- *о потоках энергии и круговороте веществ, обеспечивающих функционирование экологических систем, и о роли в этих процессах живых организмов.*

Еще в середине XX в. слово экология было известно лишь специалистам, но в настоящее время оно стало очень популярным; наиболее часто его употребляют, говоря о неблагополучном состоянии окружающей нас природы. Иногда этот термин используют в сочетании с такими словами, как общество, семья, культура, здоровье. Неужели экология столь обширная наука, что способна охватить большинство проблем, стоящих перед человечеством?

§ 74 Что изучает экология

1. Что такое экология?
2. Какие экологические проблемы вам известны?
3. Почему экологические знания необходимы каждому члену общества?

Развитие экологии как науки. С первых шагов своего развития человек неразрывно связан с природой. Он всегда находился в зависимости от растительного и животного мира, от их ресурсов и был вынужден повседневно считаться с численностью и образом жизни растений, зверей, рыб, птиц и других организмов. Конечно, представления древнего человека об окружающей среде не носили научного характера и были не всегда осознанными, но с течением времени именно они послужили источником накопления экологических знаний.

Уже в самых древних письменных свидетельствах не только упоминаются различные названия животных и растений, но сообщаются некоторые сведения об их образе жизни. Видимо, авторы этих рукописей обращали внимание на представителей живой природы не только из любознательности, но и под впечатлением их значения в жизни людей: охоты на диких зверей и птиц, рыболовства, защиты посевов от вредных животных и т. д. И конечно, люди вынуждены были учитывать значение среды обитания в жизни организмов.

Термин «экология» был предложен в 1866 г. немецким биологом *Эрнстом Геккелем*. Он образован от двух греческих слов: oikos — дом, жилище, родина и «логос» — наука и означает дословно — «наука о местообитании». В более общем смысле ***экология*** — это наука, изучающая взаимоотношения организмов и их сообществ с окружающей средой обитания.

В качестве самостоятельной науки экология сформировалась лишь в XX в., хотя факты, составляющие ее содержание, как уже отмеча-

лось, с давних времен привлекали внимание человека. Значение экологии как науки по-настоящему стали понимать лишь недавно. Этому есть объяснение, которое связано с тем, что рост численности населения Земли и усиливающееся воздействие человека на природную среду поставили его перед необходимостью решать ряд новых жизненно важных задач. Для удовлетворения своих потребностей в воде, пище, чистом воздухе человеку надо знать, как устроена и как функционирует окружающая его природа во всех ее взаимосвязях. Экология как раз и изучает эти проблемы.

Следует помнить, что экология — фундаментальная научная дисциплина. И надо научиться правильно пользоваться ее законами, понятиями, терминами. Ведь они помогают людям определять свое место в окружающей их среде, правильно и рационально использовать природные богатства.

Во второй половине XX столетия происходит своего рода «экологизация» всей современной науки. Это связано с осознанием огромной роли экологических знаний, с пониманием того, что деятельность человека зачастую не просто наносит вред окружающей среде, но и, воздействуя на нее негативно, изменяя условия жизни людей, угрожает самому существованию человечества.

Если в период своего возникновения экология была составной частью биологии, то современная экология охватывает чрезвычайно широкий круг вопросов и тесно переплетается с целым рядом смежных наук, прежде всего таких, как биология (ботаника и зоология), география, геология, физика, химия, генетика, математика, медицина, агрономия, архитектура и др.

В настоящее время в экологии выделяют ряд научных отраслей и дисциплин: *популяционная экология*, *географическая экология*, *химическая экология*, *промышленная экология*, *экология растений*, *животных*, *человека*.

Несмотря на все многообразие, в основе всех направлений современной экологии лежат фундаментальные биологические идеи об отношении живых организмов с окружающей их средой.

Роль экологии в современном обществе. Природа не только более сложна, чем мы о ней думаем, она гораздо сложнее, чем мы можем себе это представить. Первый закон экологии гласит: «Что бы мы ни делали в природе, все вызывает в ней те или иные последствия, часто непредсказуемые».

Следовательно, результаты нашей деятельности можно предвидеть, только всесторонне проанализировав, какое влияние они окажут на природу. Для экологического анализа, дающего понимание, каким

образом происходит воздействие человека на окружающую среду и обнаружение тех пределов изменения условий, которые позволяют не допустить экологического кризиса, необходимо привлечь знания различных наук. Таким образом, экология становится теоретической основой для рационального использования природных ресурсов.

Современная экология — универсальная, бурно развивающаяся, комплексная наука, имеющая большое практическое значение для всех жителей нашей планеты. Экология — наука будущего, и, возможно, само существование человека будет зависеть от прогресса этой науки.

Экология.

? 1. Что изучает экология?
2. Какова роль экологии в настоящее время и почему ее необходимо изучать?
3. Какие научные направления в экологии вам известны?

▶ Используя знания, имеющиеся у вас, подготовьте рассказ о том, какие отношения складывались между человеком и природой на различных этапах развития человеческой цивилизации.

§ 75 Среда обитания организмов и ее факторы

1. Какие среды жизни вам известны?
2. Какие экологические факторы вы знаете?

Все то, что окружает живое существо в природе, называют ***средой обитания***. На Земле существуют четыре основные среды обитания, освоенные и заселенные организмами. Это *водная среда*, *наземно-воздушная*, *почвенная* и, наконец, *среда, образуемая самими живыми организмами* (рис. 119). Понятно, что каждая из этих сред имеет свои специфические условия жизни.

Условия среды оказывают определенное влияние (положительное или отрицательное) на существование и географическое распространение живых существ. В связи с этим условия среды рассматривают как ***экологические факторы***.

Экологические факторы. Экологические факторы очень многообразны как по своей природе, так и по воздействию на живые организ-

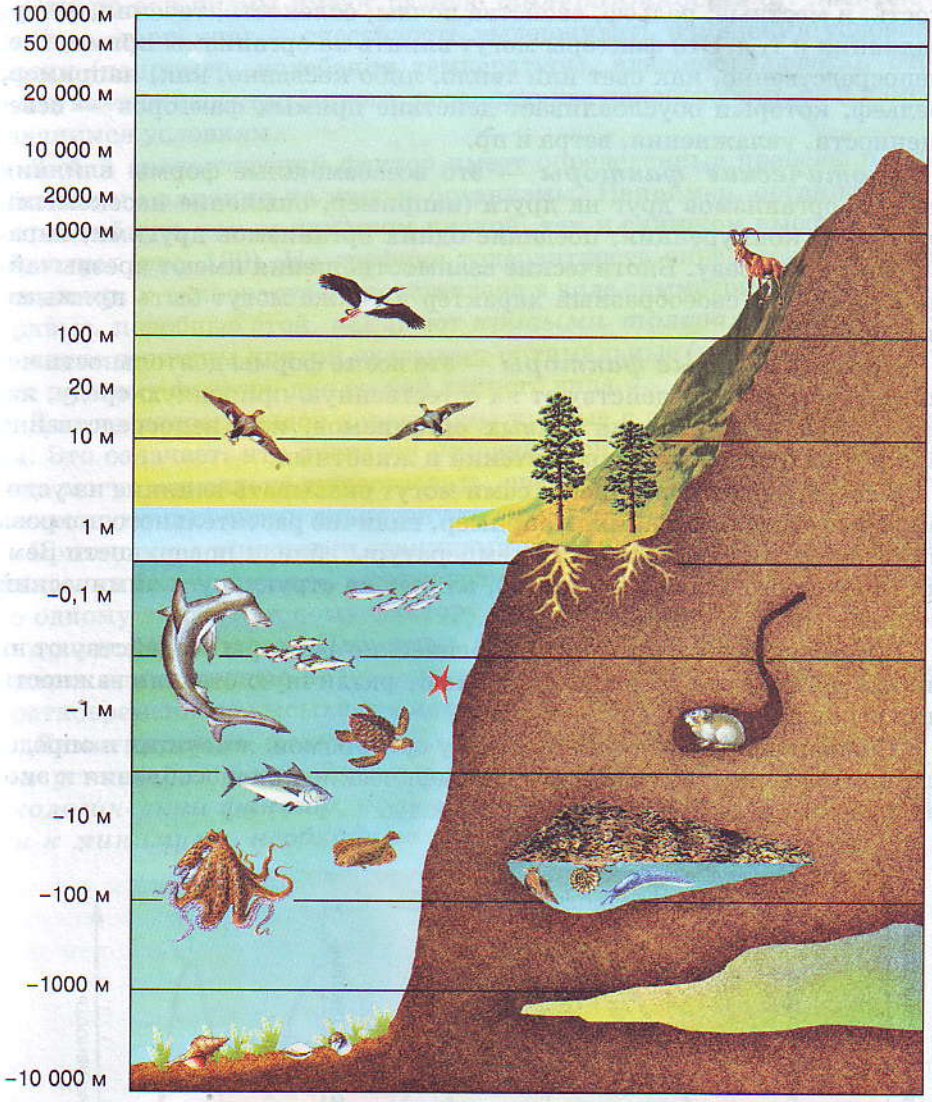


Рис. 119. *Среды обитания живых организмов*

мы. Условно все факторы среды подразделяются на три основные группы — *абиотические*, *биотические* и *антропогенные*.

Абиотические факторы — это факторы неживой природы, прежде всего климатические: солнечный свет, температура, влаж-

ность, и местные: рельеф, свойства почвы, соленость, течения, ветер, радиация и т. д. Эти факторы могут влиять на организмы прямо, т. е. непосредственно, как свет или тепло, либо косвенно, как, например, рельеф, который обусловливает действие прямых факторов — освещенности, увлажнения, ветра и пр.

Биотические факторы — это всевозможные формы влияния живых организмов друг на друга (например, опыление насекомыми растений, конкуренция, поедание одних организмов другими, паразитизм) и на среду. Биотические взаимоотношения имеют чрезвычайно сложный и своеобразный характер и также могут быть прямыми и косвенными.

Антропогенные факторы — это все те формы деятельности человека, которые воздействуют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов, или непосредственно влияют на отдельные виды растений и животных.

В свою очередь, организмы сами могут оказывать влияние на условия своего существования. Например, наличие растительного покрова смягчает суточные колебания температуры вблизи поверхности Земли (под пологом леса или травы), влияет на структуру и химический состав почв.

Все имеющиеся в природе экологические факторы воздействуют на жизнь организмов по-разному и имеют различную степень важности для разных видов.

Толерантность. Естественно, что у организмов, живущих в определенной среде, вырабатываются специфические приспособления к экологическим условиям именно этой среды.

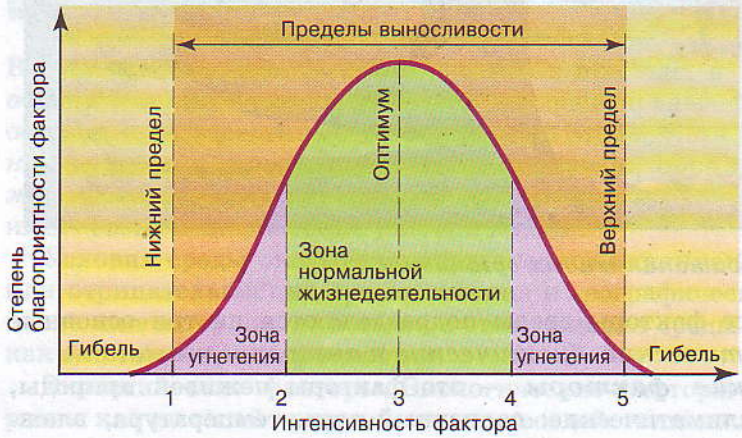


Рис. 120. *Действие экологического фактора на организм*

Однако организмы имеют разную ***толерантность*** (от лат. tolerantia — терпение) — способность выдерживать изменения условий жизни (например, колебания температуры, влажности, света). Это очень важное свойство живого, позволяющее приспособляться к изменяющимся условиям.

Любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы. Например, организм может погибнуть как от слишком низкой, так и слишком высокой температуры (рис. 120). На графике толерантность определенного вида например, к температуре, представлена в виде симметричной кривой. Кривые, подобные этой, называют *кривыми толерантности*. Положение вершины кривой указывает оптимальные (наилучшие) условия по этому фактору для особей данного вида.

Для некоторых видов характерны кривые с очень острыми пиками. Это означает, что диапазон условий, при которых особи данного вида могут нормально существовать, очень узок. Пологие кривые соответствуют широкому диапазону толерантности (рис. 121).

Организмы с широкими границами устойчивости, конечно, имеют шансы на более широкое распространение. Однако широкие границы по одному экологическому фактору вовсе не означают широких границ по всем факторам. Например, многие земноводные могут выдерживать значительные колебания температуры, но не переносят даже кратковременного высыхания кожи.

Лимитирующие факторы. По экологическому ***закону минимума*** *успешную жизнедеятельность организма ограничивает экологический фактор, количество и качество которого близки к минимуму, необходимому организму.*

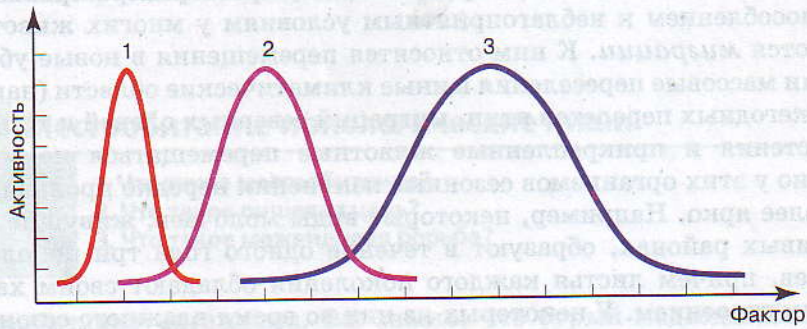


Рис. 121. *Диапазон толерантности разных видов (1, 2, 3) по определенному фактору*

Если в почве достаточно азота, фосфора и других минеральных веществ, но не хватает калия, растение будет развиваться только до тех пор, пока не усвоит весь калий.

Факторы, сдерживающие развитие организмов из-за недостатка или их избытка по сравнению с потребностями, называются ***лимитирующими***.

Адаптация организмов. Процесс и результат приспособления организмов к условиям окружающей среды называется *адаптацией*.

Адаптация означает приспособление строения и жизнедеятельности организма к воздействию тех или иных экологических факторов. Среди приспособлений организмов к условиям среды наиболее наглядными можно считать морфологические адаптации, т. е. особенности внешнего строения растений и животных.

Соответствие организма и среды особенно отчетливо прослеживается при ознакомлении с реакциями ее обитателей на циклические изменения внешних условий. Смена времен года является периодически повторяющимся, или циклическим, изменением, так же как и поочередное наступление то темного, то светлого времени суток или прилива и отлива.

Многократное воздействие циклических изменений привело к возникновению у организмов ряда особенностей образа жизни, которые сами по себе также являются циклическими. Таковы, например, *диапауза* (состояние физиологического покоя) насекомых, ежегодное сбрасывание листвы листопадными деревьями, приливно-отливный ритм перемещения животных, обитающих в зоне прилива (например, крабов), сезонный цикл изменения густоты и часто окраски меха у млекопитающих.

Из сезонных изменений образа жизни широко распространенным приспособлением к неблагоприятным условиям у многих животных являются *миграции*. К ним относятся перемещения в новые убежища или массовые переселения в иные климатические области (наподобие ежегодных перелетов птиц, миграций северных оленей и т. п.).

Растения и прикрепленные животные перемещаться не могут. Именно у этих организмов сезонные изменения нередко проявляются наиболее ярко. Например, некоторые виды молочаев, живущие в засушливых районах, образуют в течение одного года три поколения листьев, причем листья каждого поколения обладают своим характерным строением. У некоторых из них во время влажного сезона образуются сравнительно крупные листья. Во время более засушливого сезона они опадают, а на смену им приходят мелкие листья или че-

шуйки. Иногда исчезает и такая листва, а растение проводит наиболее засушливый период лишь с зелеными стеблями да колючками.

Особым приспособлением к неблагоприятным условиям является *анабиоз* — состояние организма, при котором жизненные процессы настолько замедляются, что отсутствуют все видимые признаки жизни. Такое состояние характерно для спор, сухих семян, для одноклеточных организмов, некоторых червей, членистоногих, земноводных. В состоянии анабиоза организмы могут переносить крайне неблагоприятные условия, например глубокое промерзание.

Среда обитания. Экологические факторы: абиотические, биотические, антропогенные. Толерантность. Лимитирующие факторы. Закон минимума.

? 1. Что такое экологические факторы? Какие группы экологических факторов вам известны?
2. Какие среды обитания организмов вам известны? Докажите, что среда обитания оказывает влияние на строение и жизнедеятельность организма.
3. Что такое толерантность? Что характеризует кривая толерантности?
4. В чем сущность закона минимума и к каким последствиям может привести пренебрежение его требованиями в сельском хозяйстве?
5. Что такое адаптация? Какую роль она играет в жизни организма?

▶ Приведите примеры адаптации (приспособленности) у животных и растений, живущих в сходных условиях.

§ 76 Местообитание и экологические ниши

1. Что такое местообитание?
2. Что такое пищевая цепь?
3. Что такое межвидовая борьба?

Местообитание организма. Вы знаете, что бурый медведь обитает в лесах, а белый медведь живет на севере среди льдов и снегов. Каждый из вас скажет, что этих животных мы наверняка не встретим в пусты-

не. Мы говорили о растениях и животных лесов, степей, пустынь, морей и т. д. Другими словами, указывали характерное для них ***местообитание***. Когда эколог использует термин «местообитание», он подразумевает место, где живет организм, его «адрес».

Экологическая ниша. В природе на одной и той же территории обитают сотни популяций разных видов. Мы знаем, что организмы ведут жесткую конкурентную борьбу между собой. А уживаются они рядом благодаря тому, что занимают разные экологические ниши и поэтому не мешают друг другу.

Экологическая ниша определяется совокупностью всех жизненных условий, необходимых для существования того или иного вида, а также его ролью в биологическом сообществе. Можно сказать, что экологическая ниша — это «профессия» организма. Так, кенгуру, зебра и бизон, систематически далекие друг от друга, обитают на разных континентах, но занимают сходные ниши на просторах степей. В то же время травоядные животные, обитающие в одном месте, могут занимать различные экологические ниши, поедая траву на разной высоте. Так, в африканских саваннах копытные используют пастбищные корма по-разному: зебры обрывают верхушки трав, антилопы гну поедают определенные виды растений, а антилопы топи кормятся высокими стеблями (рис. 122).

Разные виды растений могут существовать в одном травостое благодаря тому, что их корневые системы поглощают воду и минеральные соли с различной глубины, а надземные части растений имеют разную высоту и не затеняют полностью друг друга. Представители разных видов птиц, обитающих совместно, имеют разные рационы питания, активны в разное время суток и, следовательно, занимают различные ниши.

Расхождение, или смещение, экологических ниш при совместном обитании родственных видов хорошо иллюстрирует пример с двумя морскими рыбоядными птицами — большим бакланом и длинноносым бакланом, которые обычно кормятся в одних и тех же водах и гнездятся по соседству. Удалось выяснить, что состав пищи этих птиц существенно различается: длинноносый баклан ловит рыбу, плавающую в верхних слоях воды, тогда как большой баклан добывает пищу в основном у дна, где преобладают камбалы и донные беспозвоночные, например креветки.

Экологические ниши совместно живущих видов могут частично перекрываться, но полностью никогда не совпадают, так как при этом вступает в действие *закон конкурентного исключения* и один вид

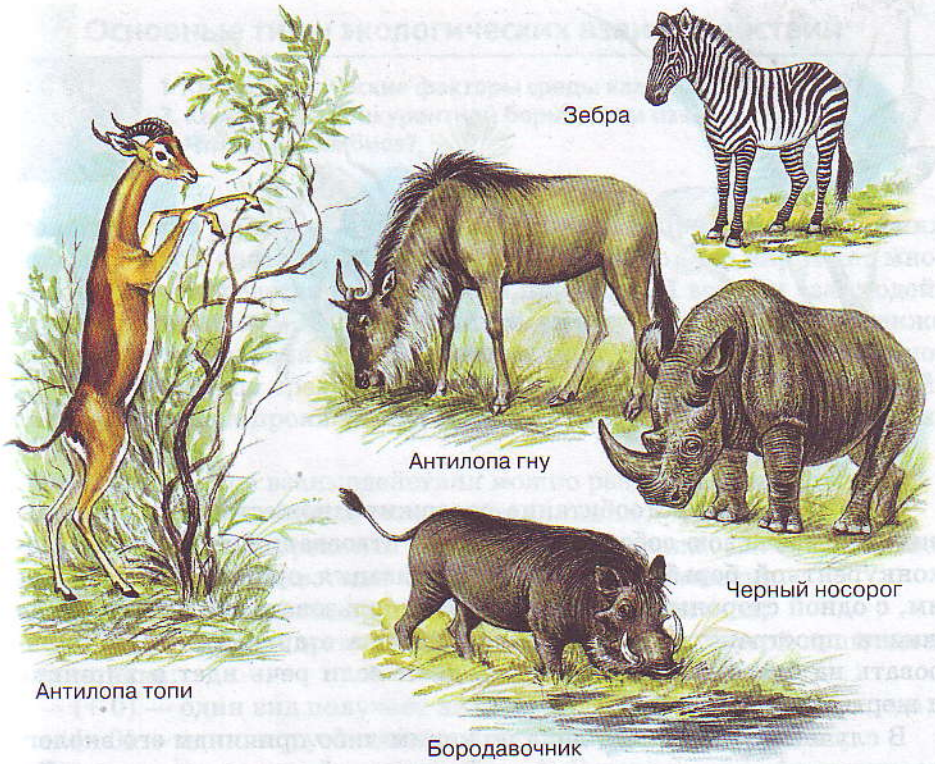


Рис. 122. *Копытные африканских саванн*

вытесняет другой. Так, при совместном обитании популяций серой и черной крыс серые крысы постепенно вытесняют черных.

Нередко один и тот же вид может занимать различные ниши в разных местообитаниях или географических районах. Хорошим примером является сам человек. В некоторых странах он занимает преимущественно пищевую нишу плотоядного организма, в других — растительноядного. В большинстве же случаев человек является существом всеядным.

Много примеров подобного рода среди насекомых. Так, короед-типограф в Сибири и европейской части России является в основном вредителем ели, а на Кавказе — сосны.

Кроме того, один и тот же вид в разные периоды развития может занимать различные экологические ниши. Например, головастик питается растительной пищей, а взрослая лягушка — типичное плотоядное животное.

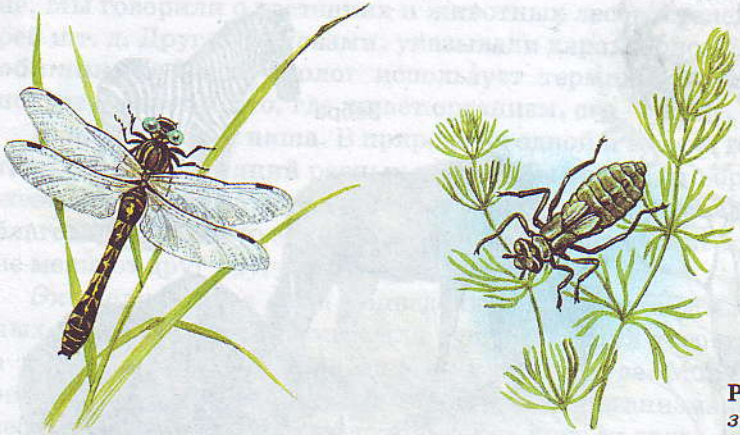


Рис. 123. *Стрекоза и ее личинка (наяда)*

Одно и то же местообитание содержит множество ниш. Каждый вид занимает свою собственную нишу, отвоеванную у других в ходе конкурентной борьбы. Такая специализация организмов позволяет им, с одной стороны, наиболее полно использовать все пригодное для жизни пространство и источники пищи, а с другой — функционировать на благо всего сообщества, даже если речь идет о хищниках и жертвах.

В случае исчезновения вида по каким-либо причинам его экологическую нишу рано или поздно займет другой вид, выполняющий те же функции в сообществе.

Местообитание. Экологическая ниша.

? 1. Чем отличаются понятия «местообитание» и «экологическая ниша»?
2. Могут ли разные виды занимать одну экологическую нишу?
3. Может ли один вид занимать разные экологические ниши? От чего это зависит?
4. Какое значение имеют экологические ниши в жизни сообщества?

▶ Рассмотрите рисунок 122. Одну или разные ниши занимают травоядные животные в африканской саванне? Свой ответ обоснуйте. Рассмотрите рисунок 123. Одну или разные ниши занимают стрекоза и ее личинка? Ответ обоснуйте.

§ 77 Основные типы экологических взаимодействий

1. Какие биотические факторы среды вам известны?
2. Какие виды конкурентной борьбы вам известны?
3. Что такое симбиоз?

Экологические взаимодействия организмов. В природных условиях каждый живой организм живет не изолированно. Его окружает множество других представителей живой природы. И все они взаимодействуют друг с другом. Взаимодействия между организмами, а также влияние их на условия жизни представляют собой совокупность биотических факторов среды. Наиболее ярко экологические взаимодействия организмов проявляются в пищевых и пространственных связях.

Все биотические взаимодействия можно разделить на 6 групп:

— (0 0) — организмы не оказывают влияния друг на друга;

— (+ +) — между организмами существуют взаимовыгодные полезные связи — так называемые симбиотические отношения;

— (− −) — отношения, вредные для обоих организмов;

— (+ −) — один из организмов получает выгоду, другой испытывает угнетение;

— (+ 0) — один вид получает пользу, другой не испытывает вреда;

— (− 0) — один вид угнетается, другой не извлекает пользы.

Типы экологических взаимодействий. Рассмотрим в общих чертах основные типы взаимодействий (рис. 124).

Если организмы не влияют друг на друга, то имеет место ***нейтрализм*** (0 0). В природе истинный нейтрализм очень редок, поскольку между всеми видами возможны опосредованные, или косвенные, взаимодействия, эффекта которых мы не видим просто в силу неполноты наших знаний.

Для одного из совместно обитающих видов влияние другого отрицательно (он испытывает угнетение), в то время как угнетающий не получает ни вреда, ни пользы, — это ***аменсализм*** (греч. а — отрицательная частица и лат. mensa — стол, трапеза) (− 0). Пример аменсализма — светолюбивые травы, растущие под елью, страдают от сильного затенения, тогда как самому дереву это безразлично.

Форма взаимоотношений, при которой один вид получает какое-либо преимущество, выгоду, не принося другому ни вреда, ни пользы, называется ***комменсализмом*** (лат. com — с, вместе и mensa — стол, трапеза) (+ 0). Отношения такого типа широко распространены в при-

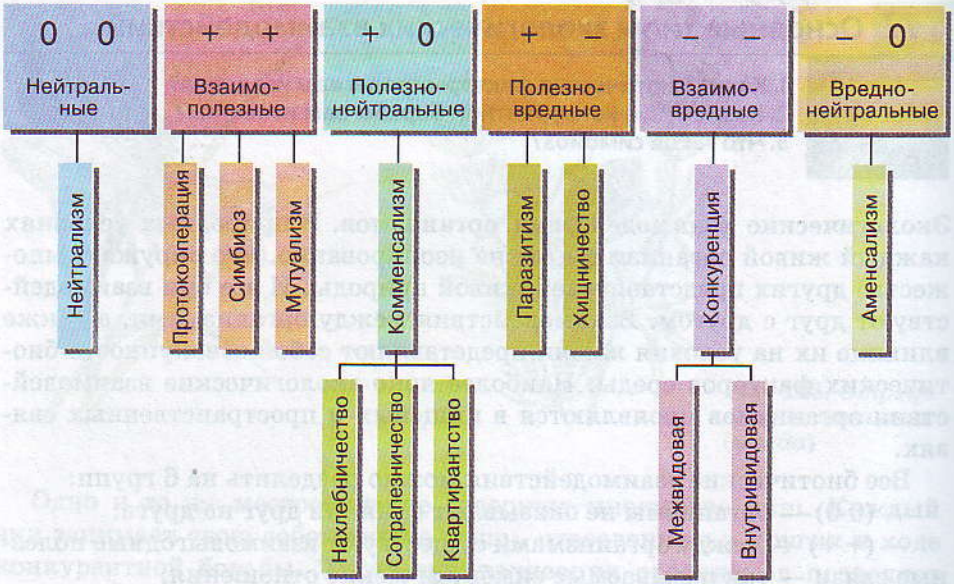


Рис. 124. *Основные типы экологических взаимодействий*

роде. Например, крупные млекопитающие (собаки, олени) разносят плоды и семена с зацепками (вроде репейника), не получая от этого ни вреда, ни пользы. Комменсализм — одностороннее использование одного вида организма другим без нанесения ему ущерба. Различают несколько разновидностей комменсализма.

Нахлебничество — потребление остатков пищи хозяина. Песцы в тундре следуют за белым медведем и доедают остатки его пищи.

Сотрапезничество — потребление разных веществ или частей из одного и того же ресурса. Примером являются взаимоотношения между различными видами почвенных бактерий-сапрофитов, перерабатывающих разные органические вещества из перегнивших растительных остатков, и высшими растениями, которые потребляют образовавшиеся при этом минеральные соли.

Квартирантство — использование одними видами других (их тел или их жилищ) в качестве убежища или жилища. Такой тип взаимоотношений широко распространен у растений — примером могут служить лианы и эпифиты (орхидеи, лишайники, мхи), поселяющиеся непосредственно на стволах и ветвях деревьев. В гнездах птиц и в норах грызунов обитает множество видов членистоногих; некоторые рыбы прячутся среди щупалец медуз и актиний со стрекательными

клетками. Рыба горчак откладывает икру в мантию двустворчатого моллюска, не принося ему вреда.

В природе часто встречаются взаимовыгодные связи, при которых организмы разных видов получают обоюдную пользу от этих отношений. К этой группе взаимополезных биотических связей относятся многообразные симбиотические отношения (+ +) организмов.

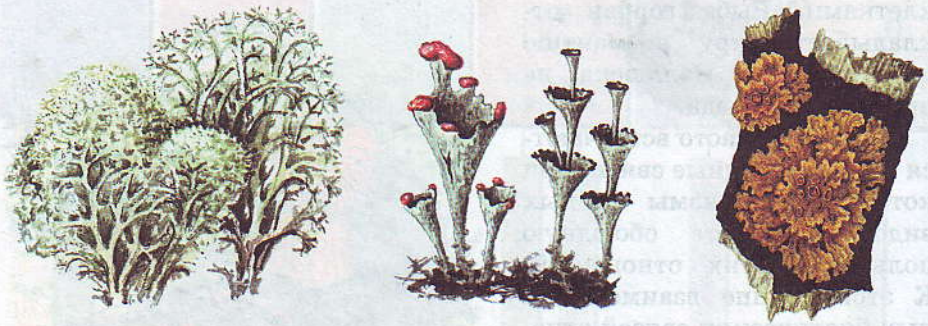
Обязательное условие подобных отношений — совместная жизнь, определенная степень сожительства организмов.

Рис. 125. *Рак-отшельник и актиния*

Самый простой тип взаимополезных связей — ***протокооперация*** (буквально: первичное сотрудничество) (+ +). При этой форме совместное существование выгодно для обоих видов, но не обязательно для них. Примером таких отношений можно назвать распространение муравьями семян некоторых растений леса, опыление пчелами разных растений. В этих случаях отсутствует необходимая тесная связь конкретной пары партнеров.

Симбиотические отношения, при которых наблюдаются устойчивое взаимовыгодное сожительство двух организмов разных видов, называется ***мутуализмом*** (+ +). Таковы, например, взаимоотношения рака-отшельника и актинии (рис. 125) или узкоспециализированных к опылению растений с опыляющими их видами насекомых (клевер и шмель). Кедровка, питающаяся только семенами (орешками) кедровой сосны, является единственным распространителем ее семян. Мутуализм весьма широко развит в природе.

Собственно ***симбиоз*** (+ +) — неразделимые взаимополезные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организмов, иногда даже с элементами паразитизма. Классическим примером симбиоза являются лишайники, представляющие собой тесное взаимовыгодное сожительство грибов и водорослей. Благодаря симбиозу лишайники достигли высокого видового разнообразия (более



Ягель Кладонин Степная золотнянка

Рис. 126. *Лишайники*

20 тыс. видов) и получили способность жить в самых суровых условиях: в полярных областях, на голых скалах, на коре деревьев, в высокогорьях (рис. 126).

Типичный симбиоз представляют отношения термитов и жгутиковых, живущих в их кишечнике. Эти простейшие производят фермент, разлагающий клетчатку на сахара. Термиты не имеют собственных ферментов для переваривания целлюлозы и без симбионтов погибли бы. А жгутиковые получают в кишечнике благоприятные условия среды и в свободном состоянии в природе не встречаются. Широко известный пример симбиоза — сожительство зеленых растений (прежде всего, деревьев) и грибов.

Хищничество (+ –) — такой тип взаимоотношения популяций, при котором представители одного вида поедают (уничтожают) представителей другого, т. е. организмы одной популяции служат пищей для организмов другой. Хищник обычно сам ловит и умерщвляет свою жертву, после чего съедает ее полностью или частично. Для таких хищников характерно охотничье поведение. Но кроме хищников-охотников, существует еще и большая группа хищников-собирателей, способ питания которых заключается в простом поиске и сборе добычи. Таковы, например, многие насекомоядные птицы, собирающие пищу на земле, в траве или на деревьях.

Хищничество — широко распространенная форма связей, причем не только между животными, но и между растениями и животными. Так, травоядность (поедание растений животными), в сущности, тоже хищничество; с другой стороны, ряд насекомоядных растений (росянка, непентес) также можно отнести к хищникам (рис. 127).

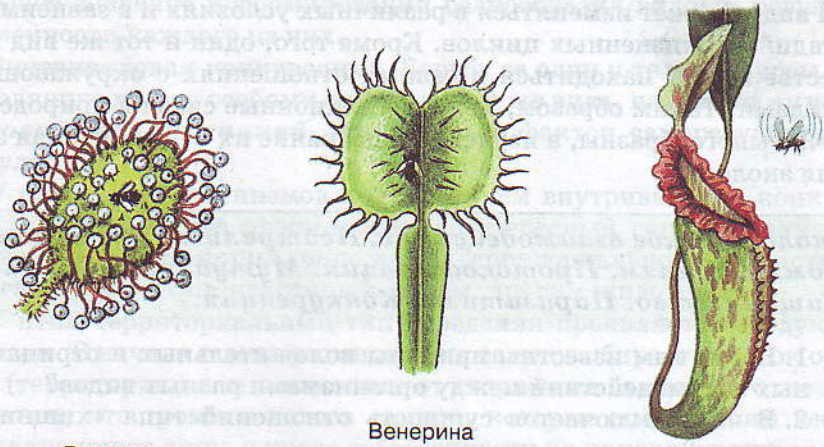


Рис. 127. *Насекомоядные растения*

Однако в узком, экологическом смысле принято считать хищничеством только поедание животных животными.

Паразитизм (+ −) — это форма взаимосвязей между видами, при которой организмы одного вида (паразита, потребителя) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) в течение определенного времени. Обычно паразит использует живого хозяина не только как источник пищи, но и как место постоянного или временного проживания. В роли паразитов могут быть и растения, и животные.

В отличие от хищничества при нападении паразита хозяин не погибает сразу, но испытывает угнетение (нередко в течение длительного времени). Другими словами, паразит изнуряет, но не губит хозяина, поскольку жизнь хозяина обеспечивает его существование. Таким образом, паразитизм можно рассматривать как ослабленную форму хищничества. В природе нередко встречаются и такие взаимодействия, которые можно назвать переходными от хищничества к паразитизму: например, комары и пиявки, сосущие кровь у млекопитающих.

Если в экологической системе два или более вида (популяции) со сходными экологическими требованиями обитают совместно, между ними возникают взаимоотношения отрицательного типа, которые называются ***конкуренцией*** (− −). Конкурентные отношения будут рассмотрены в следующем параграфе.

Таковы основные типы биотических взаимоотношений в живой природе. Необходимо помнить, что тип взаимодействия конкретной

пары видов может изменяться в различных условиях и в зависимости от стадий их жизненных циклов. Кроме того, один и тот же вид в сообществе может находиться в разных отношениях с окружающими его видами. Таким образом, межпопуляционные связи в природе бесконечно многообразны, а изучение и познание их — важнейшая задача для экологии.

Экологическое взаимодействие. Нейтрализм. Аменсализм. Комменсализм. Протокооперация. Мутуализм. Симбиоз. Хищничество. Паразитизм. Конкуренция.

? 1. Какие вам известны примеры положительных и отрицательных взаимодействий между организмами разных видов?
2. В чем заключается сущность отношений типа «хищник — жертва»?
3. В чем сходство и различие хищничества и паразитизма?
4. Какие наиболее известные примеры симбиотических взаимоотношений вам известны?
5. Как вы понимаете мутуализм и симбиоз?

§ 78 Конкурентные взаимодействия

1. Какая борьба называется внутривидовой?
2. Какая борьба называется межвидовой?
3. В чем особенности внутри- и межвидовой борьбы?

В общем смысле слово «конкуренция» означает сталкивание, соперничество, соревнование. Конкуренция чрезвычайно широко распространена в природе.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи, света, зависимости от хищников и других врагов, подверженности болезням и действию различных экологических факторов.

Необходимо иметь в виду, что конкуренцией нельзя считать просто использование организмами одного и того же природного ресурса. Об отрицательном взаимодействии можно говорить только в том случае, когда этого ресурса не хватает и когда его совместное потребление неблагоприятно отражается на популяции.

Конкуренцию подразделяют на *внутривидовую* и *межвидовую*. Как внутривидовая, так и межвидовая конкуренция могут иметь

большое значение в формировании разнообразия видов и регуляции численности каждого из них.

Внутривидовая конкуренция. Борьбу за одни и те же ресурсы, происходящую между особями одного и того же вида, называют ***внутривидовой конкуренцией***. Это важный фактор саморегулирования популяций.

У некоторых организмов под влиянием внутривидовой конкуренции за пространство сформировался интересный тип поведения. Его называют *территориальностью*. Территориальность свойственна многим видам птиц, некоторым рыбам, другим животным.

У птиц территориальный тип поведения проявляется следующим образом. В начале сезона размножения самец выбирает участок обитания (территорию) и защищает его от вторжения самцов того же вида. Заметим, что громкие голоса самцов, которые мы слышим весной, сигнализируют лишь о праве собственности на приглянувшийся участок, а вовсе не ставят себе задачу привлекать самку, как это обычно считается.

Самец, строго охраняющий свой участок, имеет больше шансов успешно спариться и построить гнездо, тогда как самец, неспособный обеспечить себе территорию, размножаться не будет. Иногда в охране территории принимает участие и самка. В результате на охраняемой территории сложное дело заботы о гнезде и молоди не нарушается присутствием других родительских пар.

Таким образом, территориальное поведение можно считать экологическим регулятором, поскольку оно позволяет одинаково избегать как перенаселения, так и недонаселенности.

Яркий пример внутривидовой конкуренции, который каждый мог видеть в лесу, так называемое самоизреживание у растений.

Начинается этот процесс с захвата территории. Например, где-нибудь на открытом месте, недалеко от большой ели, дающей множество семян, появляется несколько десятков всходов — маленьких елочек. Первая задача выполнена — популяция выросла и захватила территорию, необходимую ей для выживания. Таким образом, территориальность у растений выражается иначе, нежели у животных: участок занимает не особь, а группа.

Молодые деревца растут, попутно затеняя и угнетая находящиеся под их кронами травянистые растения (это уже межвидовая конкуренция). С течением времени между деревцами появляется неизбежная разница в росте — одни, послабее, отстают, другие обгоняют. Поскольку ель очень светолюбивая порода (ее крона поглощает почти весь падающий на нее свет), то более слабые елочки начинают все

Рис. 128. *Пример внутривидовой конкуренции*

больше испытывать затенение со стороны более высоких и постепенно засыхают, отмирают.

В конце концов, через много лет на поляне от нескольких десятков елочек остается два-три дерева (а то и одно) — наиболее сильные особи из всего поколения (рис. 128).

Высокая плотность животных является фактором угнетения, снижающим воспроизводство даже при изобилии пищевых ресурсов. Например, при большой численности головастиков те из них, что растут быстрее, выделяют в воду вещества, подавляющие развитие тех головастиков, которые растут медленнее.

Межвидовая конкуренция. Конкуренция между особями разных видов чрезвычайно широко распространена в природе и касается практически каждого вида, поскольку редко какой вид не испытывает хоть небольшого давления со стороны организмов иных видов. Однако экология рассматривает ***межвидовую конкуренцию*** в конкретном, узком смысле — только как взаимно отрицательные отношения совместно проживающих близкородственных или экологически сходных видов.

Формы проявления межвидовой конкуренции могут быть весьма различными: от жестокой борьбы до почти мирного сосуществования. Но, как правило, из двух видов с одинаковыми экологическими потребностями один обязательно вытесняет другой.

Классическим примером межвидовой конкуренции являются описанные русским биологом Г. Ф. Гаузе опыты. В этих опытах культуры двух видов инфузорий-туфелек со сходным характером питания помещали по отдельности и совместно в сосуды с сенным настоем. Каждый вид, помещенный отдельно, успешно размножался, достигая оптимальной численности. При помещении же обеих культур в один сосуд

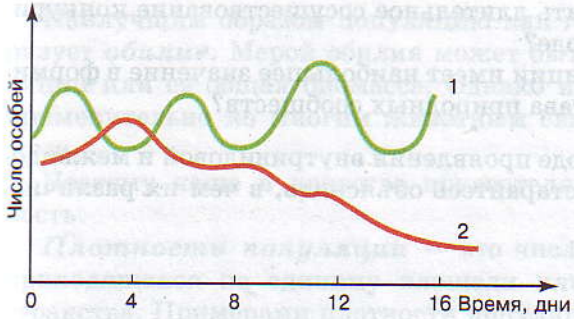


Рис. 129. *Опыты Г. Ф. Гаузе (1 — «успешный» вид, 2 — вытесняемый вид)*

численность одного из видов постепенно уменьшалась и он исчезал из настоя (рис. 129).

Выведенное из этих опытов правило, так называемый *принцип Гаузе*, заключается в том, что два одинаковых в экологическом отношении вида сосуществовать не могут. Конкуренция особенно сурова между организмами, обладающими сходными экологическими потребностями.

В результате конкуренции в сообществе совместно уживаются только те виды, которые сумели хотя бы немного разойтись в экологических требованиях. Так, насекомоядные птицы, кормящиеся на деревьях, избегают конкуренции друг с другом благодаря разному характеру поиска добычи на разных частях дерева.

Таким образом, межвидовая конкуренция может иметь два итога: либо вытеснение одного из двух видов из сообщества, либо расхождение обоих видов по экологическим нишам. Конкурентные отношения — один из важнейших факторов формирования видового состава и регуляции численности популяций в сообществе.

Межвидовая конкуренция может играть важную роль в формировании облика природного сообщества. Порождая и закрепляя разнообразие организмов, конкуренция способствует повышению устойчивости сообществ, более эффективному использованию имеющихся ресурсов.

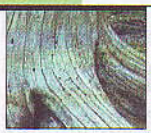
Внутривидовая конкуренция. Межвидовая конкуренция.

1. Какие виды конкуренции вам известны?
2. Что такое территориальность? Какую роль она играет в сообществе?
3. Почему нередко виды со сходным образом жизни могут жить на одной территории?

4. Чем можно объяснить длительное сосуществование конкурирующих видов в природе?
5. Какой тип конкуренции имеет наибольшее значение в формировании видового состава природных сообществ?

▶ Понаблюдайте в природе проявления внутривидовой и межвидовой конкуренции. Постарайтесь объяснить, в чем их различие, а в чем — сходство.

§ 79 Основные экологические характеристики популяции



1. Что такое популяция?
2. Может ли вид состоять из одной популяции?
3. Какова роль популяций в эволюции?

Экологи, изучающие функционирование экологических систем, состоящих из объектов живой и неживой природы, рассматривают популяции в качестве основных элементов каждой экосистемы. Именно благодаря функционированию популяций создаются условия, способствующие поддержанию жизни. В биотических сообществах каждая популяция играет отведенную ей роль, составляя вместе с популяциями других видов некое природное единство, развивающееся и действующее по своим законам.

Для понимания функционирования этой сложной системы очень важно знать не только особенности биологии тех или иных видов организмов, но главное — их популяционные характеристики, в частности плотность расселения, общую численность особей, скорость роста, продолжительность жизни, количество производимого потомства. Эти характеристики, называемые ***демографическими показателями*** популяций, крайне важны для предугадывания возможных изменений, происходящих как в отдельных популяциях, так и во всем сообществе или экосистеме.

Демографические характеристики, например рождаемость, смертность, возрастной состав (структура) и численность особей (обилие), характеризуют популяцию в целом, отражая скорость происходящих в ней процессов. Отдельный организм рождается, стареет и умирает. Применительно к особи нельзя говорить о рождаемости, смертности, возрастной структуре, численности — характеристиках, имеющих смысл только на групповом уровне.

Наилучшим образом популяцию как группу организмов характеризует ***обилие***. Мерой обилия может быть общая численность популяции или ее общая биомасса. Однако измерение этих показателей применительно ко многим животным связано с большими трудностями.

Поэтому чаще в качестве показателя обилия используют плотность.

Плотность популяции — это число особей, или их биомасса, приходящаяся на единицу площади или объема жизненного пространства. Примерами плотности популяции могут быть: 500 деревьев на 1 га леса, 5 млн особей хлореллы на 1 $м^3$ воды или 200 кг рыбы на 1 га поверхности водоема. Измерением плотности пользуются в тех случаях, когда важнее знать не конкретную величину популяции в тот или иной момент времени, а ее динамику, т. е. ход изменений численности во времени.

Рождаемость — это число новых особей (также яиц, семян), родившихся (вылупившихся, отложенных) в популяции за определенный промежуток времени. Рождаемость характеризует способность популяции к увеличению численности за счет размножения особей.

Различают максимальную рождаемость (иногда ее называют физиологической, или абсолютной) и экологическую, или просто рождаемость. *Максимальная рождаемость* — это теоретический максимум скорости образования новых особей в идеальных условиях, когда отсутствуют внешние факторы, сдерживающие процессы размножения. Очевидно, что максимальная рождаемость во многом определяется способностью самок производить одновременно какое-либо количество потомства, т. е. *физиологической плодовитостью*.

Экологическая рождаемость дает представление о скорости возрастания численности популяции при фактически сложившихся условиях жизни рассматриваемой группы особей.

Экологическая рождаемость непостоянна и изменяется в зависимости от физических условий среды и состава популяции.

В общем, для видов, которые не заботятся о потомстве, характерна высокая потенциальная и низкая экологическая рождаемость. Так, например, взрослая самка трески выметывает миллионы икринок, из которых доживают до взрослого состояния в среднем лишь 2 особи.

Если прослеживать судьбу некоторой группы особей, родившихся в одно и то же время, легко обнаружить, что их численность с течением времени непрерывно снижается в результате отмирания части особей. Скорость отмирания организмов называется ***смертностью*** и может

характеризовать отдельные популяционные подгруппы или же популяцию в целом.

Смертностью определяется не только численность популяции, но и средняя продолжительность жизни входящих в нее организмов. Чем больше смертность, тем меньше средняя продолжительность жизни, и наоборот.

Возрастная структура популяции характеризуется соотношением численности или биомассы особей различного возраста. Такое соотношение называют *возрастным распределением популяции*, т. е. распределением численности по возрастным группам. Возрастной состав популяции зависит от интенсивности смертности организмов и от величины рождаемости.

Даже в пределах одной и той же популяции со временем могут происходить значительные изменения возрастной структуры. Такие изменения, однако, как бы автоматически включают механизмы, вновь возвращающие популяцию к некоторому нормальному, свойственному для данной популяции возрастному распределению.

Анализ возрастной структуры позволяет прогнозировать численность популяций на ряд ближайших поколений и лет, что применяется, к примеру, для оценки возможностей промысла рыбы, в охотничьем хозяйстве, в некоторых зоологических исследованиях.

Особенностями возрастной структуры определяются многие свойства популяции как системы. Популяция, включающая в себя много возрастных групп, в меньшей степени подвержена влиянию факторов, определяющих успешность размножения в конкретном году. Ведь даже крайне неблагоприятные условия размножения, способные приводить к полной гибели приплода того или иного года, не являются катастрофическими для популяции сложной структуры, потому что одни и те же родительские пары участвуют в воспроизводстве много раз.

Демографические характеристики: обилие, плотность, рождаемость, смертность. Возрастная структура.

? 1. В одном озере живут окуни, ерши, караси, щуки, плотва. В соседнем, изолированном от первого водоеме обитают окуни, щуки, судаки, лещи, плотва. Сколько видов и сколько популяций населяют оба водоема?

2. Что такое демографические показатели популяций? Как ими пользоваться в хозяйственной деятельности?

3. В чем состоит практическое значение изучения популяций? Приведите примеры.
4. Какие свойства популяции определяются особенностями ее возрастного состава?
5. Почему разновозрастные популяции оказываются менее чувствительными к внезапным кратковременным изменениям условий воспроизводства?

▶ В начале сезона было помечено 1000 рыб. В ходе последующего лова в общем вылове из 5000 рыб обнаружилось 350 меченых. Какова была численность популяции перед началом промысла?

§ 80 Динамика популяции

1. **Какие факторы оказывают влияние на численность популяции?**
2. **Какие примеры циклических колебаний численности популяций вам известны?**

Динамика популяции — это процессы изменений ее основных биологических показателей во времени. Главное значение в изучении динамики популяции придается изменениям численности, биомассы и популяционной структуры. Динамика популяции — одно из наиболее значимых биологических и экологических явлений. Можно сказать, что жизнь популяции проявляется в ее динамике.

Популяция не может существовать без постоянных изменений, за счет которых она приспосабливается к изменяющимся условиям жизни. Такие показатели, как рождаемость, смертность и возрастная структура, весьма важны, но ни по одному из них нельзя судить о динамике популяции в целом.

Важным процессом динамики популяций является рост численности (или просто «рост популяции»), который происходит при освоении организмами новых мест обитаний или после перенесенной катастрофы. Характер роста бывает различным. У популяций с простой возрастной структурой рост быстрый, взрывной. У популяций со сложной возрастной структурой он плавный, постепенно замедляющийся. В любом случае плотность популяции увеличивается до тех пор, пока не начинают действовать факторы, ограничивающие рост численности популяции (ограничение может быть связано с полным использованием потребляемых популяцией ресурсов или с иными видами ог-

раничений). В конце концов, достигается равновесие, которое и сохраняется.

Колебания численности особей в популяции. Когда рост популяции завершен, ее численность начинает совершать колебания вокруг некоторой более или менее постоянной величины. Часто эти колебания бывают вызваны сезонными или годовыми изменениями условий жизни (например, изменениями температуры, влажности, пищевой обеспеченности). Иногда их можно рассматривать как случайные.

У некоторых популяций колебания численности носят правильный циклический характер.

К наиболее известным примерам *циклических колебаний* можно отнести колебания численности некоторых видов млекопитающих. Например, циклы трех- и четырехлетней периодичности характерны для многих мышевидных грызунов (мышей полевок, леммингов) и их хищников (полярной совы, песцов) (рис. 130).

Наиболее известный пример циклического колебания численности насекомых — это периодические вспышки численности у саранчовых. Сведения о нашествии странствующей саранчи восходят к далекой древности. Саранча живет в пустынях и маловодных районах. На протяжении многих лет она не совершает миграций, не вредит посевам и не особенно привлекает к себе внимание. Однако время от времени плотность популяций саранчи достигает чудовищных размеров. Под влиянием скученности насекомые претерпевают ряд изменений своего облика (например, у них развиваются более длинные крылья) и начинают перелетать в земледельческие районы, съедая все на своем пути. Причины таких популяционных взрывов обусловлены, по-видимому, нестабильностью условий среды.

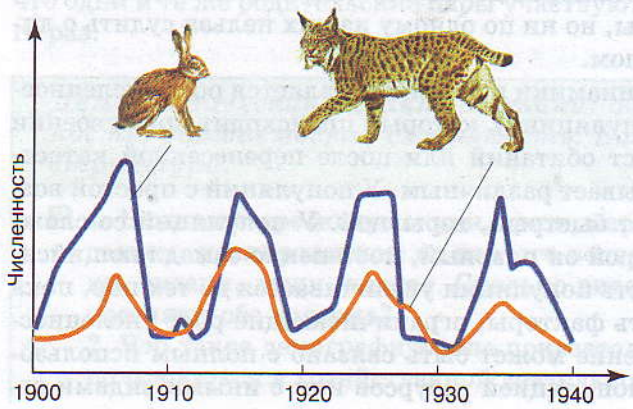


Рис. 130. *Взаимосвязь циклических колебаний в системе «жертва — хищник» на примере взаимоотношений зайца и рыси*

Факторы популяционной динамики. Причинами резких колебаний численности популяций некоторых организмов могут быть различные абиотические и биотические факторы. Иногда эти колебания хорошо согласуются с изменениями климатических условий. Однако в ряде случаев влиянием внешних факторов невозможно объяснить изменения численности той или иной популяции. Причины, вызывающие колебания численности популяций, могут заключаться в них самих; тогда говорят о внутренних факторах популяционной динамики.

Известны случаи, когда в условиях перенаселения у ряда млекопитающих происходят резкие изменения физиологического состояния. Такие изменения прежде всего затрагивают органы нейроэндокринной системы, сказываясь на поведении животных, изменяя их устойчивость к заболеваниям и различного вида стрессам.

Иногда это приводит к повышенной смертности особей и снижению плотности популяции. Зайцы-беляки, например, в периоды пика численности часто внезапно погибают от так называемой «шоковой болезни».

Такие механизмы, несомненно, могут быть отнесены к внутренним регуляторам численности. Они срабатывают автоматически, как только плотность превысит некоторое пороговое значение.

В целом все факторы, оказывающие влияние на численность популяции (не важно, ограничивающие или благоприятствующие воспроизводству популяции), разделяют на две большие группы:

— не зависящие от плотности популяции;

— зависящие от плотности популяции.

Вторую группу факторов часто называют регуляторными или управляющими плотностью.

Не следует думать, что наличие регуляторных механизмов должно всегда стабилизировать численность. В некоторых случаях их действие способно приводить к циклическим колебаниям численности даже при постоянных условиях жизни.

Динамика популяции.

1. Что такое динамика популяции?
2. В чем состоит явление регуляции численности популяций? Какое значение оно имеет в экосистеме?
3. Какую роль в изменении плотности популяции играют абиотические и биотические факторы?

- Расскажите об известных вам сезонных изменениях численности популяций животных и растений (вспомните личные наблюдения).
- Приведите примеры циклических колебаний численности животных или растений.

§ 81 Экологические сообщества

1. Какие экологические сообщества вам известны?
2. Чем фитоценоз отличается от биоценоза?
3. В чем различие между биоценозом и экосистемой?

Биоценоз. Взаимодействие популяций определяет характер функционирования следующего, более высокого уровня организации живого — *биотического сообщества*, или *биоценоза*.

Биоценоз — не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Как и популяция, биоценоз имеет собственные свойства, например видовое разнообразие, структуру пищевой сети, биомассу, продуктивность. Одна из главных задач экологии — выяснить взаимосвязи между свойствами и структурой (составом) сообщества, которые проявляются независимо от того, какие виды входят в него.

Экосистема. Другой объект экологического исследования — ***экосистема***. Это любое сообщество живых существ вместе с его физической средой обитания, функционирующее как единое целое. Примером экосистемы может служить пруд, включающий сообщество гидробионтов (организмов, жизнь которых протекает в воде), физические свойства и химический состав воды, особенности рельефа дна, состав и структуру грунта, взаимодействующий с поверхностью воды атмосферный воздух, солнечную радиацию.

Рассмотрение экосистемы важно в тех случаях, когда речь идет о потоках вещества и энергии, циркулирующих между живыми и неживыми компонентами природы, о динамике элементов, поддерживающих существование жизни, об эволюции сообществ. Ни отдельный организм, ни популяцию, ни сообщество в целом нельзя изучать в отрыве от окружающей среды. Экосистема, по сути, это то, что мы называем природой.

Экосистема — понятие очень широкое и применимое как к естественным (например, тундра, океан), так и к искусственным комп-

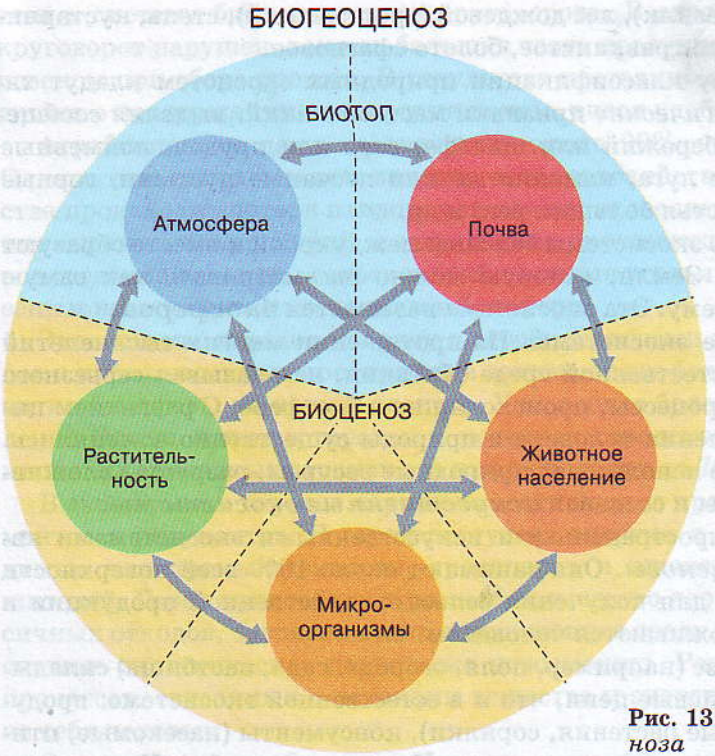


Рис. 131. *Схема биогеоценоза*

лексам (например, аквариум). Поэтому для обозначения элементарной природной экосистемы экологи также используют термин «биогеоценоз».

Биогеоценоз — исторически сложившаяся совокупность живых организмов (*биоценоз*) и абиотической среды вместе с занимаемым ими участком земной поверхности (*биотопом*) (рис. 131). Граница биогеоценоза устанавливается по границе растительного сообщества (фитоценоза) — важнейшего компонента биогеоценозов. Для каждого биогеоценоза характерен свой тип веществено-энергетического обмена.

Классификация экосистем. При классификации наземных экосистем обычно используют признаки растительных сообществ (составляющих основу экосистем) и климатические (зональные) признаки. Так, выделяются определенные типы экосистем, например тундра лишайниковая, тундра моховая, лес хвойный (еловый, сосновый), лес

лиственный (березняк), лес дождевой (тропический), степь, кустарники (ивняк), болото травянистое, болото сфагновое.

Часто в основу классификации природных экосистем кладут характерные экологические признаки местообитаний, выделяя сообщества морских побережий или шельфа, озер или прудов, пойменные или суходольные луга, каменистые или песчаные пустыни, горные леса, эстуарии (устья больших рек) и др.

Все природные экосистемы связаны между собой и вместе образуют живую оболочку Земли, которую можно рассматривать как самую большую экосистему. Эта экосистема называется ***биосферой***.

Искусственные экосистемы. На протяжении многих тысячелетий человек жил в естественной среде обитания, не оказывая серьезного воздействия на процессы, происходящие в биосфере. С развитием цивилизации отношения человека и природы существенно изменялись. Человек все шире использовал природные ресурсы, разрушал сложившиеся экосистемы и создавал ***искусственные экосистемы***.

Наиболее распространенными искусственными экосистемами являются *агробиоценозы*. Они занимают около 10% всей поверхности суши, создаются для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаются человеком.

В агробиоценозе (например, поля, огорода, сада, пастбища) складываются те же пищевые цепи, что и в естественной экосистеме: продуценты (культурные растения, сорняки), консументы (насекомые, птицы, грызуны, хищники) и редуценты (бактерии и грибы). Человек является обязательным звеном этой пищевой цепи. Он создает условия для высокой продуктивности агроценоза, а затем использует урожай.

Сравнение естественных и искусственных экосистем. Между агробиоценозом и естественной экосистемой имеются существенные различия. Важным свойством природного сообщества является его устойчивость. Экологическая устойчивость агробиоценозов невелика. Без участия человека агробиоценозы зерновых и овощных культур существуют не более года, агробиоценозы многолетних трав — 3 года, плодовых культур — 20 лет.

Для естественного биоценоза единственным источником энергии является Солнце. Агробиоценозы, помимо солнечной энергии, получают дополнительно энергию, затрачиваемую человеком на обработку почвы, борьбу с сорняками, вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур, внесение удобрений и т. д.

В естественной экосистеме первичная продукция растений (урожай), пройдя через многочисленные цепи питания, вновь возвраща-

ется в систему биологического круговорота. В агробиоценозе такой круговорот нарушен, так как большая часть продукции изымается человеком при сборе урожая. В результате постоянно приходится заботиться о поддержании плодородия почвы, внося удобрения.

Агробиоценозы дают человечеству около 90% пищевой энергии. Однако при неправильном ведении сельскохозяйственного производства происходит потеря плодородия почвы, ее засоление, опустынивание огромных территорий и загрязнение окружающей среды. Массовое сведение лесов под сельскохозяйственные угодья приводит к серьезным негативным изменениям в биосфере.

Экосистемы городов. Наряду с агробиоценозами экосистемы городов и промышленных предприятий занимают все большее место в развитии биосферы на нашей планете. Уже сейчас более половины населения Земли живет в городах и поселках городского типа, а в промышленно развитых странах эта цифра доходит до 70%.

В экосистемах городов нарушено соотношение продуцентов, консументов и редуцентов. В город поступает энергия и ресурсы, необходимые для промышленности, транспорта и жизнедеятельности его жителей. Город производит огромное количество ядовитых газов, токсичных отходов, загрязняющих окружающую среду. В городской экосистеме экологическое равновесие невозможно. Регулирование всех процессов, связанных с потоками вещества и энергии в городе, берет на себя человек.

Очень важно, чтобы город был экосистемой, пусть не абсолютно благоприятной, но хотя бы не вредящей здоровью людей.

Еще в средние века было замечено, что продолжительность жизни горожан меньше, чем у сельских жителей. Отсутствие зелени, узкие улочки, маленькие дворы-колодцы, куда практически не проникал солнечный свет, создавали неблагоприятные условия для жизни человека.

Разнообразные факторы, связанные с ростом городов, в той или иной мере сказываются на формировании человека, на его здоровье. Это заставляет ученых все серьезнее изучать влияние среды обитания на жителей городов. Оказывается, от того, в каких условиях живет человек, какая высота потолков в его квартире и насколько звукопроницаемы ее стены, как человек добирается до места работы, с кем он повседневно общается, как окружающие люди относятся друг к другу, зависит настроение человека, его трудоспособность, активность и вся его жизнь.

Человек придумывает тысячи ухищрений для того, чтобы сделать свою жизнь в городах более удобной: горячую воду, телефон, различ-

ные виды транспорта, автодороги, сферу обслуживания и развлечений. Однако в больших городах особенно сильно проявляются и недостатки городской жизни: жилищная и транспортная проблемы, повышение уровня заболеваемости. Последнее в определенной степени объясняется одновременным воздействием на организм двух, трех или более факторов, каждый из которых обладает незначительным негативным действием, но в совокупности их воздействие приводит к серьезным последствиям.

Так, например, насыщение среды и производства скоростными и быстродействующими машинами повышает напряжение, требует дополнительных усилий от человека, что ведет к переутомлению. Хорошо известно, что переутомленный человек больше страдает от загрязнения воздуха, инфекций и др.

Загрязненный воздух в городе, отравляя кровь окисью углерода, наносит некурящему человеку такой же вред, как и выкуривание курильщиком пачки сигарет в день. Серьезным отрицательным фактором в современных городах является и так называемое «шумовое загрязнение».

Чтобы уменьшить негативное влияние на жителей, городской ландшафт не должен быть однообразной «каменной пустыней». В архитектуре города следует стремиться к гармоничному сочетанию аспектов социальных (здания, дороги, транспорт, коммуникации) и биологических (зеленые массивы, парки, скверы). В этом большую роль могут сыграть ландшафтные архитекторы.

Современный город следует рассматривать как экосистему, в которой созданы наиболее благоприятные условия для жизни человека. Следовательно, это должны быть не только удобные жилища, транспорт, разнообразная сфера услуг, но и благоприятная для жизни и здоровья человека среда обитания — чистый воздух, радующий глаз городской ландшафт, зеленые уголки, где бы каждый мог в тишине отдохнуть, любуясь красотой природы.

Учитывая способность зеленых насаждений благоприятно влиять на состояние окружающей среды, их необходимо максимально приближать к месту жизни, работы, учебы и отдыха людей.

Сохранение и специальная посадка деревьев и кустарников, создание газонов и клумб с цветами являются неотъемлемой частью комплекса мероприятий по защите и преобразованию окружающей среды. Зеленые насаждения не только создают благоприятные микроклиматические и санитарно-гигиенические условия, но и повышают художественную выразительность архитектурных ансамблей.

Особое место вокруг промышленных предприятий и автострад должны занять защитные зеленые зоны. В них рекомендуется высаживать деревья и кустарники, устойчивые к загрязнению, например клен американский, тополь канадский, липу сердцевидную, можжевельник казацкий и виргинский, иву белую, крушину ломкую, дуб черешчатый, бузину красную.

В размещении зеленых насаждений необходимо соблюдать принцип равномерности и непрерывности. Сады, парки, скверы, внутригородские бульвары следует объединять как между собой, так и с насаждениями, расположенными за городом. Это обеспечит поступление свежего загородного воздуха во все жилые зоны города. Важнейшими компонентами системы озеленения города являются насаждения в жилых микрорайонах, на участках детских учреждений, школ, спортивных комплексов и пр.

Ухаживая за зелеными насаждениями, оберегая и умножая их, каждый житель города может внести свой посильный вклад в улучшение экологии города.

Не случайно экологи считают, что в современном городе человек должен быть не оторван от природы, а как бы растворен в ней. Поэтому общая площадь зеленых насаждений в городах должна занимать больше половины его территории.

Биотическое сообщество, или биоценоз. Экосистема. Биогеоценоз. Биосфера. Искусственные, или антропогенные, экосистемы. Агробиоценоз.

1. Какие вы знаете биоценозы и экосистемы?
2. В чем отличие биоценоза от экосистемы?
3. Какие абиотические факторы влияют на растительный и животный мир сообщества?
4. Какие экосистемы называются антропогенными?
5. В чем различие естественных и антропогенных экосистем?
6. Почему считают, что в сельской местности условия жизни для человека, как правило, более благоприятные, чем в крупных городах?
7. Можно ли создать благоприятную среду обитания для человека в крупных городах?

Сделайте описание любого (знакомого вам по экскурсиям) биогеоценоза. Укажите, какие здесь могут обитать растения и животные.

§ 82 Структура сообщества

1. Что такое пищевая цепь?
2. Какую роль играет ярусность в фитоценозе?

Структурой сообщества обычно называют соотношение различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах переноса энергии и вещества, по месту, занимаемому в пространстве в пищевой, или трофической, цепи, либо по иному признаку, существенному для понимания закономерностей функционирования естественных экосистем.

Видовая структура. Одним из важнейших показателей структуры сообщества является число видов — видовой состав входящих в него организмов и количественное соотношение видовых популяций. В сообществе, как правило, имеется сравнительно мало видов, представленных большим числом особей, или большой биомассой, и сравнительно много видов, встречающихся редко.

Видовое разнообразие — признак экологического разнообразия: чем больше видов, тем больше экологических ниш, т. е. выше богатство среды. Видовое разнообразие связано также с устойчивостью сообщества: чем больше разнообразие, тем шире возможность адаптации сообщества к изменившимся условиям, будь это изменения климата или других факторов.

Морфологическая структура. Важным экологическим свойством и признаком сообщества является его пространственное сложение — морфологическая структура. Это относится в первую очередь к растительным сообществам (фитоценозам), но также опосредованно — и к населяющим их животным (зооценозам).

Совместное существование разных видов и жизненных форм в сообществе приводит к их пространственному обособлению. Это выражается в горизонтальном и вертикальном расчленении фитоценоза на отдельные элементы, каждый из которых играет свою роль в накоплении и преобразовании вещества и энергии.

По вертикали растительное сообщество разделяется на *ярусы*, в которых располагаются надземные или подземные части растений определенных жизненных форм. Эта ярусность особенно ярко выражена в лесных фитоценозах (рис. 132). Здесь насчитывается обычно пять-шесть ярусов: древесные ярусы (высоких и низких деревьев), кустарниковый (подлесок), травяно-кустарничковый, моховой (или

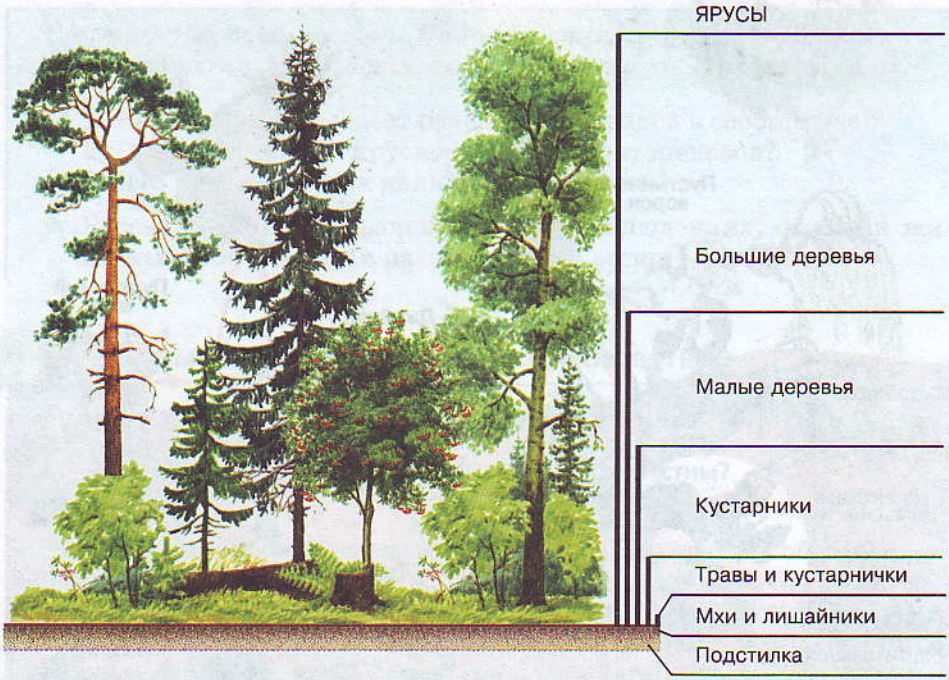


Рис. 132. *Ярусность в лесу*

лишайниковый), подстилка (опад листвы). Малоярусные сообщества — луг, степь, болото — имеют по два-три яруса.

Ярусное строение фитоценоза дает растениям возможность более полно использовать ресурсы среды, прежде всего свет, тепло и влагу. Растения разных ярусов живут в разных экологических условиях, что уменьшает конкуренцию между ними и способствует увеличению видового разнообразия. Чем благоприятнее условия местообитания, тем сложнее ярусность.

Животное население биоценоза, «привязанное» к растениям, также распределено по ярусам. Например, микрофауна почвенных животных наиболее богата в подстилке. Достаточно четко приурочены к ярусам определенные группы насекомых. Разные виды птиц строят гнезда и кормятся в разных ярусах на земле, в кустарниках, в кронах деревьев.

По горизонтали сообщество также расчленяется на отдельные элементы — *микрогруппировки*, расположение которых отражает неоднородность условий жизни.

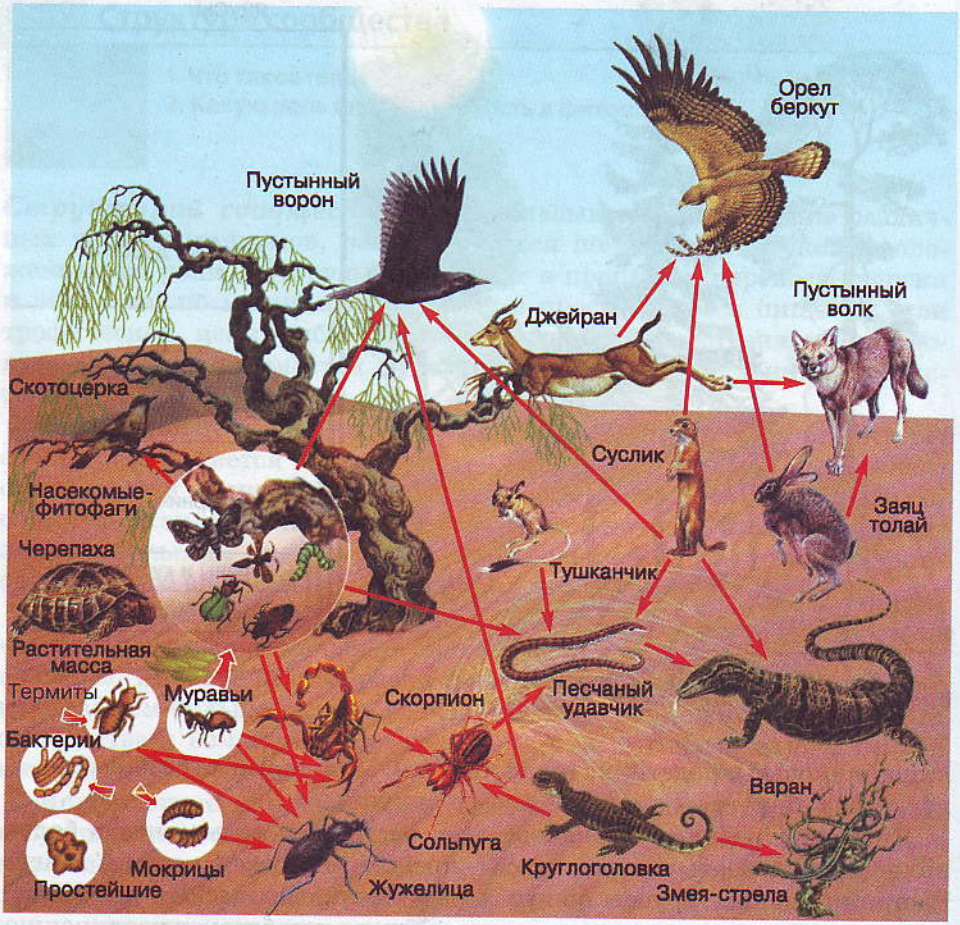


Рис. 133. *Пример пищевой сети. Пищевые связи у животных пустыни*

Трофическая структура. Любое сообщество можно представить в виде *пищевой сети*, т. е. схемы всех пищевых, или *трофических* (от греч. trohhe — питание), взаимосвязей между видами этого сообщества. Пищевая сеть (ее переплетения бывают очень сложными) обычно состоит из нескольких *пищевых цепей*, каждая из которых является отдельным каналом, по которому передаются вещество и энергия (рис. 133).

Структура сообщества. Видовая структура. Морфологическая структура. Трофическая структура. Пищевая сеть.

? 1. Какое значение имеет разнообразие видов в сообществе?
2. Чем объясняется ярусное строение фитоценозов?
3. Что такое пищевая цепь и пищевая сеть?

▶ Расскажите, основываясь на своих наблюдениях, о жизни животных, обитающих в разных ярусах лесного сообщества.

§ 83 Взаимосвязь организмов в сообществах

1. Какие организмы называются автотрофами?
2. Какие организмы относят к гетеротрофам?
3. Какие природные сообщества вам известны?

Пищевые цепи. В сообществе живые организмы тесным образом связаны не только между собой, но и с неживой природой. Связь эта выражается через поступление пищи, воды, кислорода в живые организмы из окружающей среды. Пища содержит энергию, которая необходима для жизнедеятельности организма. Таким образом, биоценоз может стабильно существовать только при перераспределении вещества и энергии через пищевые цепи.

Пример пищевой цепи дает следующая последовательность: растительность → питающееся растениями насекомое → насекомоядная птица → хищная птица. В этой цепи осуществляется однонаправленный поток вещества и энергии от одной группы организмов к другой.

Различные организмы занимают разное положение относительно основного источника поступающей в сообщество энергии, в этих случаях говорят, что они располагаются на разных *трофических уровнях*.

Автотрофы. Некоторые из организмов в биотическом сообществе, например зеленые растения, способны фиксировать световую энергию и использовать в питании простые неорганические вещества. Такие организмы называют ***автотрофами***, т. е. самопитающимися, или ***продуцентами*** (производителями).

Автотрофы занимают первый трофический уровень и являются важнейшей частью сообщества, потому что практически все остальные организмы, входящие в его состав, прямо или косвенно зависят от снабжения веществом и энергией, запасенными растениями.

Гетеротрофы. Все остальные организмы, занимающие последующие трофические уровни, относят к ***гетеротрофам*** — питающимся

готовыми органическими веществами. Гетеротрофы разлагают, перестраивают и усваивают сложные органические вещества, синтезированные первичными продуцентами.

Гетеротрофные организмы подразделяют на *консументов* (потребителей) и *редуцентов* (возвращающих). Иногда последний термин заменяют словом «деструкторы» (разлагатели).

Редуценты представлены в основном грибами и бактериями, разлагающими сложные составные компоненты мертвой цитоплазмы, доводя их до простых органических соединений, которые в последующем могут быть использованы продуцентами.

Иногда, подчеркивая принадлежность консументов к тому или иному трофическому уровню, их подразделяют на первичных консументов (травоядных животных); вторичных консументов, или первичных хищников (плотоядных, которые питаются травоядными); третичных консументов, или вторичных хищников (хищников, питающихся первичными хищниками). Поскольку многие животные всеядны и питаются как растениями, так и животными, их невозможно отнести к какому-либо одному уровню. В этих случаях считается, что такие организмы представляют сразу несколько трофических уровней, а их участие в каждом из уровней пропорционально составу их диеты.

Пищевая цепь. Автотрофные организмы. Гетеротрофные организмы. Продуценты. Консументы. Редуценты.

1. Какие организмы называются автотрофными?
2. В чем отличие гетеротрофных организмов от автотрофных?
3. Чем гетеротрофные организмы — консументы отличаются от гетеротрофных организмов — редуцентов?
4. Могут ли гетеротрофные организмы находиться в отношениях «хищник—жертва»? Приведите примеры.

§ 84 Пищевые цепи

1. **Какое сообщество называют экосистемой?**
2. **Какие организмы можно отнести к вторичным консументам?**
3. **Какой процесс называют фотосинтезом?**

Типы пищевых цепей. В экосистемах часть первичной продукции потребляется животными (в том числе паразитами), поедающими живые растения. Условно всех первичных консументов можно считать

растительноядными животными на пастбище независимо от того, будут ли они представлены такими крупными животными, как коровы, овцы или олени, или такими мелкими животными, как ракообразные, живущие в толще воды (зоопланктон), или насекомые.

Поток энергии, идущий от растений через таких животных (их называют пасущимися), может быть обозначен как ***пастбищная пищевая цепь*** (рис. 134, А).

Не использованный консументами остаток чистой продукции пополняет собой мертвое органическое вещество. Оно состоит из фекалий, содержащих часть неусвоенной пищи, а также трупов животных, остатков растительности (листьев, веток, водорослей) и называется ***детритом***.

Поток энергии, берущий начало от мертвого органического вещества и проходящий через систему разлагателей, называется ***детритной пищевой цепью*** (рис. 134, Б).

Рано или поздно энергия, заключенная в мертвом органическом веществе, будет полностью использована деструкторами и рассеяна в виде тепла при дыхании, даже если для этого ей потребуется несколько раз пройти через систему редуцентов. Исключением являются лишь случаи, когда местные абиотические условия очень неблагоприятны для процесса разложения (высокая влажность или сухость, мерзлота). В этих случаях накапливаются залежи не полностью переработанного высокоэнергоемкого вещества, превращающиеся со временем и при подходящих условиях в горючие ископаемые — нефть, уголь, торф.

Круговороты веществ. Вещества и энергия в сообществах передаются по пищевым цепям. Энергия не может передаваться по замкнутому кругу. Она доступна для живых организмов в форме солнечной радиации, которая может быть связана в процессе фотосинтеза. Расходуясь затем в виде химической энергии, она теряется, превращаясь в тепло. Вещество же может передаваться по замкнутым циклам, многократно циркулируя между организмами и окружающей средой. Это явление получило название ***круговорота веществ*** (рис. 135).

Необходимые для жизни элементы и растворенные соли условно называют ***биогенными***, дающими жизнь ***элементами***.

К ним относятся элементы, которые составляют химическую основу тканей живых организмов. Это углерод, водород, кислород, азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера. А также элементы и их соединения, необходимые для существования живых систем, но в исключительно малых количествах. Это железо, марганец, медь, цинк, бор, натрий, молибден, хлор, ванадий и кобальт.

В отличие от энергии биогенные элементы могут использоваться неоднократно. Кроме того, в отличие от энергии, запасы биогенных элементов непостоянны. Процесс связывания некоторой их части в виде

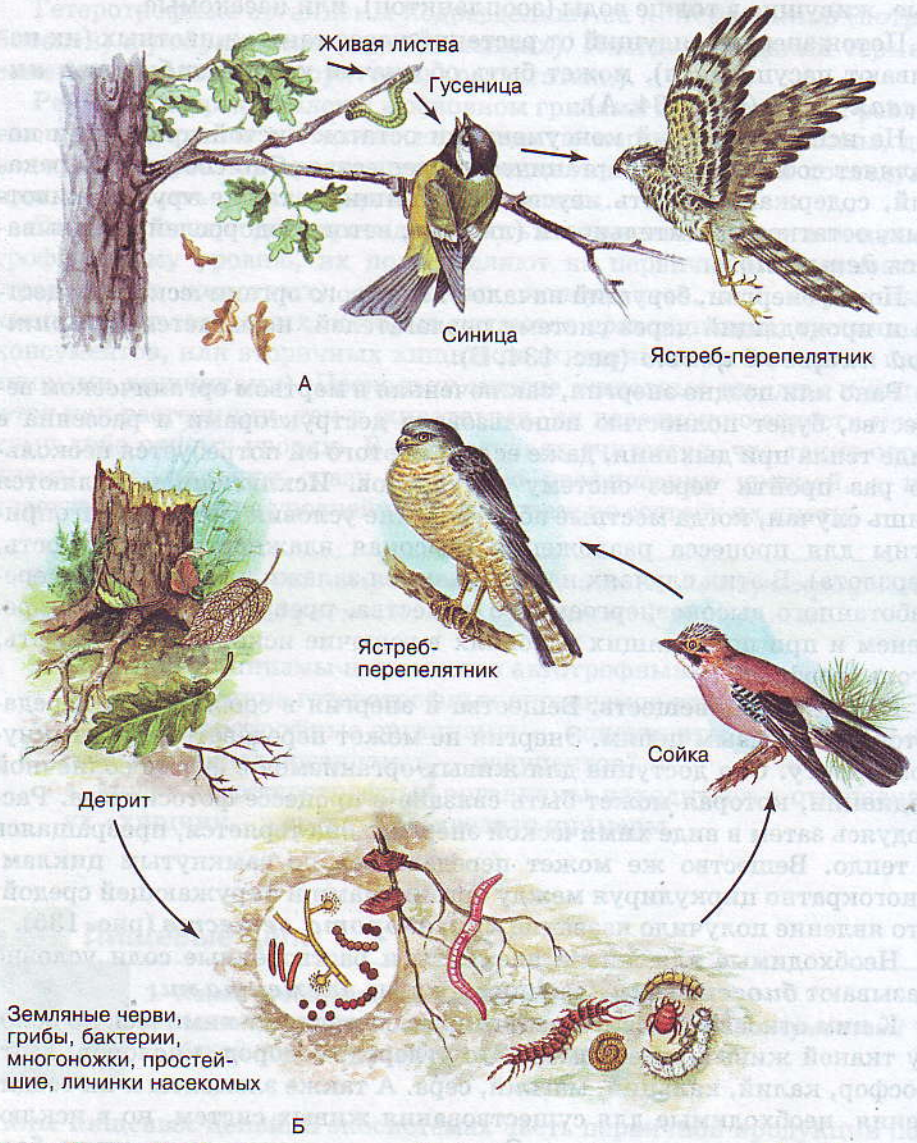


Рис. 134. *Примеры пищевых цепей: А — пастбищная цепь; Б — детритная цепь*

Рис. 135. *Круговорот веществ в экосистеме*

живой биомассы снижает количество, остающееся в среде экосистемы. И если бы растения и другие организмы в конечном счете не разлагались, запас биогенных элементов исчерпался бы и жизнь на Земле прекратилась. Отсюда можно сделать вывод, что активность гетеротрофов, и в первую очередь организмов, функционирующих в детритных цепях, — решающий фактор сохранения круговорота биогенных элементов и, следовательно, жизни на нашей планете.

Детрит. Пастбищная пищевая цепь. Детритная пищевая цепь. Круговорот веществ. Биогенные элементы.

1. В чем состоят основные различия между консументной и редуцентной системами?
2. Какие вещества называются биогенными?
3. Какие типы организмов играют основную роль в поддержании круговорота биогенных элементов?
4. Какое значение имеет круговорот биогенных веществ в природе?
5. Как вы думаете какая пищевая цепь включает в себя больше звеньев: водная или наземная?
6. Что входит в состав детрита?

- Составьте списки организмов, относящихся к пастбищной и детритной пищевым цепям.
- Составьте список биогенных элементов.

§ 85 Экологические пирамиды

1. Что такое пищевая сеть?
2. Какие организмы относятся к продуцентам?
3. Чем консументы отличаются от продуцентов?

Перенос энергии в сообществе. В любой трофической цепи не вся пища используется на рост особей, т. е. на формирование биомассы. Часть ее расходуется на удовлетворение энергетических затрат организмов: дыхание, движение, размножение, поддержание температуры тела и т. д. Следовательно, в каждом последующем звене пищевой цепи происходит уменьшение биомассы. Обычно чем больше масса начального звена пищевой цепи, тем больше она в последующих звеньях.

Пищевая цепь — основной канал переноса энергии в сообществе. По мере удаления от первичного продуцента ее количество уменьшается. Это объясняется рядом причин.

Перенос энергии с одного уровня на другой никогда не бывает полным. Часть энергии теряется в процессе переработки пищи, а часть вообще не усваивается организмом и выводится из него с экскрементами, а затем разлагается деструкторами.

Часть энергии теряется в виде тепла в процессе дыхания. Любое животное, перемещаясь, охотясь, строя гнездо или производя иные действия, совершает работу, которая требует затрат энергии, в результате чего опять происходит выделение тепла.

Экологическая пирамида. Падение количества энергии при переходе с одного трофического уровня на другой (более высокий) определяет число этих уровней и соотношение хищников и жертв. Подсчитано, что на любой данный трофический уровень поступает около 10% (или чуть более) энергии предыдущего уровня. Поэтому общее число трофических уровней редко бывает более четырех—шести.

Данное явление, изображенное графически, получило название ***экологическая пирамида***. Различают пирамиду численности (особей), пирамиду биомассы и пирамиду энергии.

Основание пирамиды образуют продуценты (растения). Над ними располагаются консументы первого порядка (травоядные). Следующий уровень представляют консументы второго порядка (хищники). И так далее до вершины пирамиды, которую занимают наиболее крупные хищники. Высота пирамиды обычно соответствует длине пищевой цепи.

Рис. 136. *Пример экологической пирамиды биомассы*

Пирамида биомассы показывает соотношение биомассы организмов разных трофических уровней, изображенных графически таким образом, что длина или площадь прямоугольника, соответствующего определенному трофическому уровню, пропорциональна его биомассе (рис. 136).

Пирамида численности отражает плотность населения организмов на каждом трофическом уровне.

Важно отметить, что пирамиды биомассы и численности никак не учитывают скорость самовозобновления организмов! Если скорость воспроизводства популяции жертвы высока, то даже при низкой биомассе такая популяция может быть достаточным источником пищи для хищников, имеющих более высокую биомассу, но низкую скорость воспроизводства. По этой причине пирамиды численности или биомассы могут быть перевернутыми, т. е. низкие трофические уровни могут иметь меньшие плотность и биомассу, чем более высокие уровни (рис. 137).

Например, на одном дереве могут жить и кормиться множество насекомых (перевернутая пирамида численности). Перевернутая пирамида биомассы свойственна морским экосистемам, где первичные

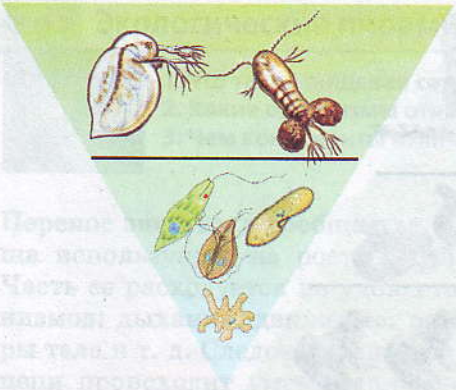


Рис. 137. *Перевернутая пирамида биомассы в морской экосистеме*

продуценты (фитопланктонные водоросли) очень быстро делятся, а их потребители (зоопланктонные ракообразные) гораздо крупнее, но размножаются значительно медленнее. Морские позвоночные имеют еще большую массу и длительный цикл воспроизводства.

Из трех типов экологических пирамид пирамида энергии дает наиболее полное представление о функциональной организованности сообществ, так как отражает картину скоростей прохождения массы пищи через пищевую цепь.

Экологическая пирамида. Пирамида биомассы. Пирамида численности.

? 1. Что такое экологическая пирамида? Какие процессы в сообществе она отражает?
2. В чем отличие пирамид численности и энергии?
3. Почему пирамида численности может быть прямой и перевернутой?

▶ Рассчитайте долю энергии, поступившей на 5-й трофический уровень, при условии, что ее общее количество на 1-м уровне составляло 500 единиц.

§ 86 Экологическая сукцессия

1. Что называется трофической структурой сообщества?
2. Какие экологические факторы вам известны?

Сукцессия. В сообществах постоянно происходят изменения. Изменяется их видовой состав, численность тех или иных групп организмов, трофическая структура, продуктивность и все остальные показатели. Сообщества изменяются во времени.

Закономерный и последовательный процесс смены сообществ на определенном участке, вызванный взаимодействием живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой, называется ***сукцессией*** (от лат. successio — наследие, смена поколений, последовательность).

Для того чтобы понять природу экологической сукцессии, представим себе идеальное сообщество, в котором валовая, т. е. суммарная, продукция автотрофов в энергетическом выражении точно соответствует энергозатратам, идущим на обеспечение жизнедеятельности составляющих его организмов. В экологии суммарные энергозатраты называются ***общим дыханием сообщества***.

Ясно, что в таком идеальном случае процессы продуцирования уравновешиваются процессами дыхания. Следовательно, биомасса организмов в такой системе остается постоянной, а сама система неизменной, или равновесной.

Если «общее дыхание» меньше первичной валовой продукции, в экосистеме будет происходить накопление органического вещества, если больше — его уменьшение. И то и другое будет приводить к изменениям сообщества. При избытке ресурса всегда найдутся виды, которые смогут его освоить, при его недостатке — часть видов вымрет. Такие изменения и составляют сущность экологической сукцессии. Главная особенность этого процесса состоит в том, что изменения сообщества всегда происходят в направлении к равновесному состоянию.

Каждая стадия сукцессии представляет собой сообщество с преобладанием тех или иных видов и жизненных форм. Они сменяют друг друга, пока не наступит состояние устойчивого равновесия.

Виды сукцессий. Различают первичные и вторичные сукцессии.

Первичные сукцессии возникают на субстратах, не затронутых почвообразованием, и связаны с формированием не только фитоценоза, но и почвы. Примером первичной сукцессии может являться поселение накипных и листовых лишайников на камнях. Под действием выделений лишайников каменистый субстрат постепенно превращается в подобие почвы, где поселяются уже кустистые лишайники, зеленые мхи, затем травы и другие растения и т. д.

Вторичные сукцессии развиваются на месте сформировавшихся биоценозов после их нарушения, например в результате эрозии, засухи, пожара, вырубки леса и т. п.

В ходе сукцессии облик сообщества постоянно меняется. Меняется и функционирование экосистемы.

Рис. 138. *Развитие вторичной сукцессии (во времени) на покинутом сельскохозяйственном участке*

Продолжительность сукцессии во многом определяется структурой сообщества. При первичной сукцессии для развития устойчивого сообщества требуются многие сотни лет.

Вторичные сукцессии протекают значительно быстрее. Это объясняется тем, что первичное сообщество оставляет после себя достаточное количество питательных веществ, развитую почву, что создает условия для ускоренного роста и развития новых поселенцев (рис. 138).

Зрелое сообщество с его большим разнообразием и обилием организмов, развитой трофической структурой и с уравновешенными потоками энергии способно противостоять изменениям физических факторов (например, температуры, влажности) и даже некоторым видам химических загрязнений в гораздо большей степени, чем молодое сообщество. Однако молодое сообщество способно производить новую биомассу в гораздо бóльших количествах, чем старое.

Таким образом, человек может собирать богатый урожай в виде чистой продукции, искусственно поддерживая на ранних стадиях сукцессии сообщество. Ведь в зрелом сообществе, находящемся на стадии устойчивости и стабильности, чистая готовая продукция расходуется в основном на «общее дыхание» растений и животных и может быть даже равна нулю.

С другой стороны, устойчивость зрелого сообщества, его способность противостоять воздействию физических факторов (и даже управлять ими) является очень важным и весьма желательным свойством.

Люди, часто в погоне за экономической выгодой, не задумываются о последствиях экологических нарушений. Отчасти это связано с тем,

что даже специалисты-экологи еще не могут дать точных предсказаний последствий, к которым приводят различные нарушения экосистем зрелого типа.

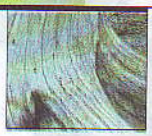
Тем не менее даже тех знаний, которые накоплены экологией в настоящее время, достаточно для уверенности в том, что превращение нашей биосферы в один обширный ковер пахотных земель таит в себе огромную опасность. Для нашей собственной защиты определенные ландшафты должны быть представлены естественными сообществами.

Сукцессия. Общее дыхание сообщества. Первичная и вторичная сукцессии.

? 1. Что такое сукцессия?
2. Возможно ли равновесие в сообществе, где «общее дыхание» организмов не равно по величине валовой продукции?
3. Какие виды сукцессий вы знаете?
4. В чем различия молодых и зрелых сообществ?

▶ Приходилось ли вам наблюдать сукцессионные изменения в природе? Расскажите о своих наблюдениях.

§ 87 Влияние загрязнений на живые организмы



1. **Какие загрязнения окружающей среды вам известны?**
2. **Какие организмы называются консументами?**
3. **Какая взаимосвязь существует между продуцентами, консументами и редуцентами?**

Загрязнение окружающей среды. Многие экологические проблемы, существующие сегодня, являются следствием неразумной хозяйственной деятельности человека. Развивающиеся промышленные производства, энергетика, сельское хозяйство могут, при несоблюдении экологических требований, сильно загрязнять окружающую среду.

Так, хозяйственные выбросы свинца, кадмия и цинка, которые являются *токсичными* (вредными) для живых организмов, уже превосходят естественное содержание этих металлов в биосфере соответственно в 18, 5 и 3 раза.

Многие синтезированные человеком химические соединения, даже при очень малых концентрациях, опасны для живых организмов. Например, диоксин, образующийся в виде примесей во многих производствах, где используется хлор, обладает очень высокой биологической

активностью, большой стойкостью и способностью к биопереносу в природе. Он даже в ничтожных концентрациях подавляет иммунную систему организмов, повышает чувствительность к вирусным заболеваниям, снижает умственную и физическую работоспособность. В более высоких концентрациях он может вызвать раковые заболевания, поражать нервную систему, печень, пищеварительный тракт.

В сельском хозяйстве широко используются различные *ядохимикаты*. При этом их воздействию подвергаются не только вредители, но и живущие рядом с ними полезные организмы (птицы, черви, насекомые-опылители, бактерии и др.), которые либо гибнут, что приводит к нарушениям в экосистемах, ухудшению структуры и плодородия почвы, либо накапливают в своих организмах этот яд, передавая его по пищевым цепям консументам более высокого порядка вплоть до человека. А так как консументы съедают за свою жизнь не одно растение или животное, а много, то с каждым уровнем цепи концентрация вредных веществ в организме повышается примерно в 10 раз,

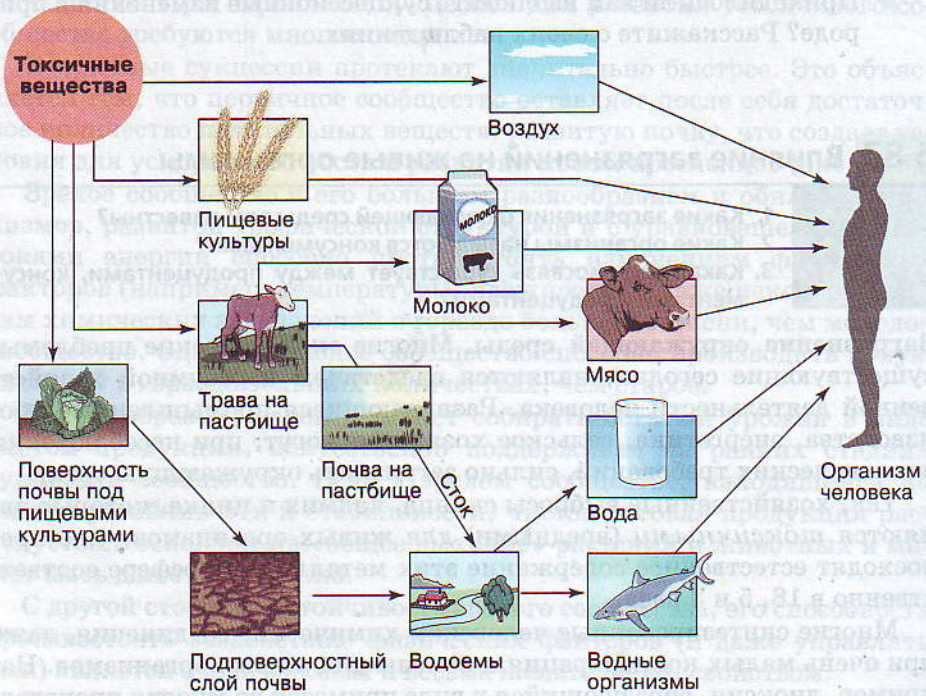


Рис. 139. *Передача токсичных веществ по пищевой цепи*

доходя до смертельных доз (рис. 139). Это относится не только к ядохимикатам, но и к любым другим вредным загрязнителям.

Накопление загрязнителя в пищевых цепях. Для многих веществ-загрязнителей характерно явление ***биологического накопления в пищевых цепях***. В рыбе, например, концентрация ртути может быть в 1000 раз больше, чем в воде, в которой она живет. Любой организм, питающийся такой рыбой, подвергает себя смертельной опасности.

Каждый загрязнитель оказывает определенное отрицательное воздействие на природу, поэтому их поступление в окружающую среду должно строго контролироваться.

? 1. В чем опасность загрязнения биосферы?
2. Какие загрязнители вам известны?
3. К каким последствиям может привести явление биологического накопления загрязнителя в пищевых цепях?

▶ Выясните, какова экологическая ситуация в вашем регионе. Примите участие в работе по выявлению источников загрязнения окружающей среды.

§ 88 Основы рационального природопользования

1. **Какие глобальные экологические проблемы, стоящие перед человечеством, вам известны?**
2. **Какие природные ресурсы вам известны?**
3. **В чем причина экологического кризиса на нашей планете?**

Формирование экологического сознания. В настоящее время воздействие человеческого общества на природу привело к возникновению сложных экологических проблем биосферы. Решить их способно лишь общество, которое научится соизмерять свои потребности с теми возможностями, которые дает ему Природа.

Для осуществления разумного управления состоянием биосферы и перехода на уровень ноосферы необходимо не только знать устройство и механизмы этой сложной и огромной системы, но и иметь возможность влиять на ее процессы в желаемом направлении.

Но даже совершенное знание биосферных механизмов и ясное понимание того, что надо делать, не дадут реальных плодов при отсутствии определенного уровня зрелости и культуры общества. Здесь важ-

нейшим моментом является формирование новой социальной и экологической нравственности. На смену лозунгам типа «Человек — царь природы» или «Нельзя ждать милостей от природы, взять их у нее — наша задача!» должны прийти установки на разумное и бережное отношение к тому, благодаря чему мы только и существуем в Природе.

Необходимо формирование такой стратегии развития человеческого общества, которая позволяет гармонично сочетать его потребности с возможностями сохранения нормального функционирования биосферы. Это означает не только широкое распространение производственных способов (технологий) сбережения энергии и ресурсов, но и изменение характера потребностей людей.

В настоящее время мы живем в обществе, которое называют «обществом одноразового потребления». Для него характерно нерациональное, расточительное использование природных ресурсов. Для сохранения человеческой цивилизации необходимо построить природосберегающее общество.

Природные ресурсы — важнейшие компоненты окружающей человека среды, используемые для удовлетворения материальных и культурных потребностей общества (рис. 140).

Ограниченность ресурсов Земли становится в настоящее время одной из наиболее актуальных проблем человеческой цивилизации. Поэтому одним из важнейших моментов современности можно считать решение задач по рациональному управлению природными ресурсами.

Ограниченность природных ресурсов, несовершенство технологии их добычи и переработки часто приводят к разрушению биогеоценозов, загрязнению окружающей среды, нарушениям климата и круговорота веществ в экосистемах.

Рациональное природопользование. Общая задача рационального управления природными ресурсами состоит в нахождении наилучших (по определенным критериям) или оптимальных способов эксплуатации естественных и искусственных экосистем.

Создание новых технологий должно сочетаться с компетентной, грамотной экологической экспертизой всех, особенно широкомасштабных, проектов в промышленности, строительстве, на транспорте, в сельском хозяйстве и других отраслях человеческой деятельности. Проводимая специальными независимыми органами, такая экспертиза позволит избежать многих просчетов и непредсказуемых последствий реализации этих проектов для биосферы.

Охрана окружающей среды и задачи восстановления природных ресурсов должны предусматривать следующие виды деятельности:

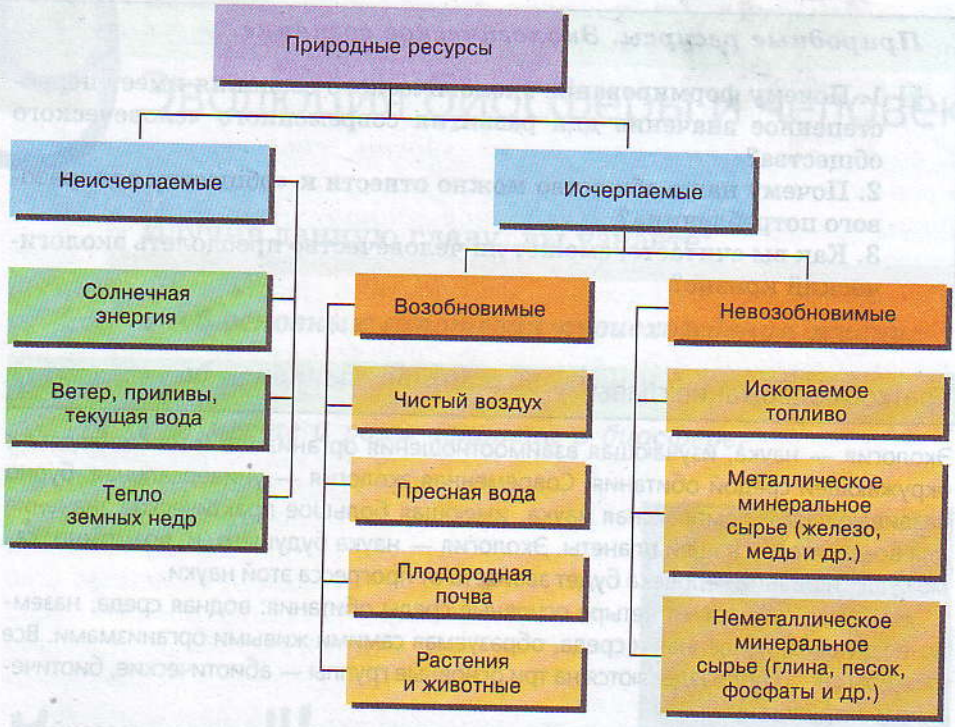


Рис. 140. *Природные ресурсы*

— локальный (местный) и глобальный экологический мониторинг, т. е. измерение и контроль состояния важнейших характеристик окружающей среды, концентрации вредных веществ в атмосфере, воде, почве;

— восстановление и охрану лесов от пожаров, вредителей, болезней;

— расширение и увеличение числа заповедных зон, эталонных экосистем, уникальных природных комплексов;

— охрану и разведение редких видов растений и животных; широкое просвещение и экологическое образование населения;

— международное сотрудничество в деле охраны среды.

Только активная работа во всех областях человеческой деятельности по формированию нового отношения к природе, разработка рационального природопользования, природосберегающей технологии будущего смогут решить экологические проблемы сегодняшнего дня и перейти к гармоничному «сотрудничеству» с природой.

Природные ресурсы. Экологическое сознание.

1. Почему формирование экологического сознания имеет первостепенное значение для развития современного человеческого общества?
2. Почему наше общество можно отнести к «обществу одноразового потребления»?
3. Как вы считаете, сможет ли человечество преодолеть экологический кризис?

Краткое содержание главы

Экология — наука, изучающая взаимоотношения организмов и их сообществ с окружающей средой обитания. Современная экология — универсальная, бурно развивающаяся, комплексная наука, имеющая большое практическое значение для всех жителей нашей планеты. Экология — наука будущего, и, возможно, само существование человека будет зависеть от прогресса этой науки.

На Земле существуют четыре основные среды обитания: водная среда, наземно-воздушная, почвенная и среда, образуемая самими живыми организмами. Все факторы среды подразделяются на три основные группы — абиотические, биотические и антропогенные.

Экологическая ниша определяется совокупностью всех жизненных условий, необходимых для существования того или иного вида, а также его ролью в биологическом сообществе.

Популяции состоят из одновидовых организмов, совместно населяющих определенные участки и связанных между собой различными взаимоотношениями, которые обеспечивают им устойчивое существование в данной природной среде.

Все природные экосистемы связаны между собой и вместе образуют живую оболочку Земли, которую можно рассматривать как самую большую экосистему. Эта экосистема называется биосферой.

Структура любого сообщества определяется соотношением различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах переноса энергии и вещества, по месту, занимаемому в пространстве в пищевой, или трофической, сети, либо по иному признаку, существенному для понимания закономерностей функционирования естественных экосистем.

Экологические проблемы, существующие сегодня, являются следствием неразумной хозяйственной деятельности человека. Развивающиеся промышленные производства, энергетика, сельское хозяйство могут при несоблюдении экологических требований сильно загрязнять окружающую среду.

Глава

9 Эволюция биосферы и человек

Изучив данную главу, вы узнаете:

- *об основных гипотезах происхождения жизни;*
- *об основных этапах эволюции биосферы;*
- *о месте и роли человека в биосфере.*

По современным представлениям, на ранних стадиях существования нашей планеты изменение облика Земли было связано с геологическими процессами, происходившими в земной коре, на поверхности и в глубинных слоях планеты.

С возникновением жизни деятельность живого вещества, проникающего во все уголки планеты, привела к образованию биосферы, тесно взаимосвязанной единой системы геологических и биологических тел и процессов преобразования энергии и веществ.

Биосфера — не только сфера распространения жизни, но и результат ее функционирования. Начиная с момента зарождения, жизнь постоянно развивается и усложняется, оказывая воздействие на окружающую среду, живые организмы изменяют ее. Таким образом, параллельно с историческим развитием органической жизни протекает эволюция биосферы.

§ 89 Гипотезы о происхождении жизни

1. Что такое жизнь?
2. Какие гипотезы происхождения жизни вам известны?
3. В чем основной принцип научного метода?

Проблема возникновения жизни на нашей планете является одной из центральных в современном естествознании. С древнейших времен люди пытались найти ответ на этот вопрос.

Креационизм (лат. creatio — сотворение). В разные времена у разных народов были свои представления о возникновении жизни. Свое отражение они нашли в священных книгах различных религий, которые объясняют возникновение жизни как акт Творца (воля Бога). Гипотезу божественного возникновения живого можно принять только на веру, так как ее нельзя экспериментально проверить или опровергнуть. Следовательно, она не может рассматриваться с научной точки зрения.

Гипотеза самопроизвольного зарождения жизни. С античных времен и до середины XVII в. ученые не сомневались в возможности самопроизвольного зарождения жизни. Считалось, что живые существа могут появляться из неживой материи, например рыбы — из ила, черви — из почвы, мыши — из тряпок, мухи — из гнилого мяса,

а также, что одни формы могут порождать другие, например из плодов могут образовываться птицы и животные (см. с. 343).

Так, великий *Аристотель*, изучая угрей, установил, что среди них не встречаются особи с икрой или молоками. На основании этого он предположил, что угри рождаются из «колбасок» ила, образующихся от трения взрослой рыбы о дно.

Первый удар по представлениям о самозарождении нанесли эксперименты итальянского ученого *Франческо Реди*, который в 1668 г. доказал невозможность самозарождения мух в гниющем мясе.

Несмотря на это, идеи самозарождения жизни сохранялись до середины XIX в. Только в 1862 г. французский ученый *Луи Пастер* окончательно опроверг гипотезу самозарождения жизни. Работы Л. Пастера позволили утверждать, что принцип «Все живое — из живого» справедлив для всех известных организмов на нашей планете, но они не разрешали вопрос о происхождении жизни.

Гипотеза панспермии. Доказанность невозможности самозарождения жизни породила другую проблему. Если для возникновения живого организма необходим другой живой организм, то откуда взялся первый живой организм? Это дало толчок к возникновению гипотезы панспермии, которая имела и имеет много сторонников, в том числе и среди видных ученых. Они считают, что впервые жизнь возникла не на Земле, а была занесена каким-то образом на нашу планету.

Однако гипотеза панспермии пытается лишь объяснить появление жизни на Земле. Она не отвечает на вопрос, как возникла жизнь.

Отрицание факта самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития жизни в прошлом из неорганической материи.

Гипотеза биохимической эволюции. В 20-е годы XX в. русский ученый *А. И. Опарин* и англичанин *Дж. Холдейн* высказали гипотезу о возникновении жизни в процессе биохимической эволюции углеродных соединений, которая и легла в основу современных представлений.

В 1924 г. А. И. Опарин опубликовал основные положения своей гипотезы происхождения жизни на Земле. Он исходил из того, что в современных условиях возникновение живых существ из неживой природы невозможно. Абиогенное (т. е. без участия живых организмов) возникновение живой материи возможно было только в условиях древней атмосферы и отсутствия живых организмов.

По мнению А. И. Опарина, в первичной атмосфере планеты, насыщенной различными газами, при мощных электрических разрядах,

а также под действием ультрафиолетового излучения (кислород в атмосфере отсутствовал и, следовательно, не было защитного озонового экрана, атмосфера была восстановительной) и высокой радиации могли образовываться органические соединения, которые накапливались в океане, образуя «первичный бульон».

Известно, что в концентрированных растворах органических веществ (белков, нуклеиновых кислот, липидов) при определенных условиях могут образовываться сгустки, называемые коацерватными каплями, или ***коацерватами***. Коацерваты в условиях восстановительной атмосферы не разрушались. Из раствора в них поступали химические вещества, в них шел синтез новых соединений, в результате чего они росли и усложнялись.

Коацерваты уже напоминали живые организмы, однако таковыми еще не были, так как не имели упорядоченной внутренней структуры, присущей живым организмам, и не были способны размножаться. Белковые коацерваты рассматривались А. И. Опариным как ***пробионты*** — предшественники живого организма. Он предполагал, что на определенном этапе белковые пробионты включили в себя нуклеиновые кислоты, создав единые комплексы.

Взаимодействие белков и нуклеиновых кислот привело к возникновению таких свойств живого, как самовоспроизведение, сохранение наследственной информации и ее передача последующим поколениям.

Пробионты, в которых обмен веществ сочетался со способностью к самовоспроизведению, можно уже рассматривать как примитивные проклетки.

В 1929 г. английский ученый Дж. Холдейн также выдвинул гипотезу абиогенного происхождения жизни, но согласно его взглядам первичной была не коарцерватная система, способная к обмену веществ с окружающей средой, а макромолекулярная система, способная к самовоспроизводству. Другими словами, А. И. Опарин отдавал первенство белкам, а Дж. Холдейн — нуклеиновым кислотам.

Гипотеза *Опарина—Холдейна* завоевала много сторонников, так как получила экспериментальное подтверждение возможности абиогенного синтеза органических биополимеров.

В 1953 г. американский ученый *Стенли Миллер* в созданной им установке (рис. 141) смоделировал условия, предположительно существовавшие в первичной атмосфере Земли. В результате опытов были получены аминокислоты. Сходные опыты многократно повторялись в различных лабораториях и позволили доказать принципиальную возможность синтеза в таких условиях практически всех

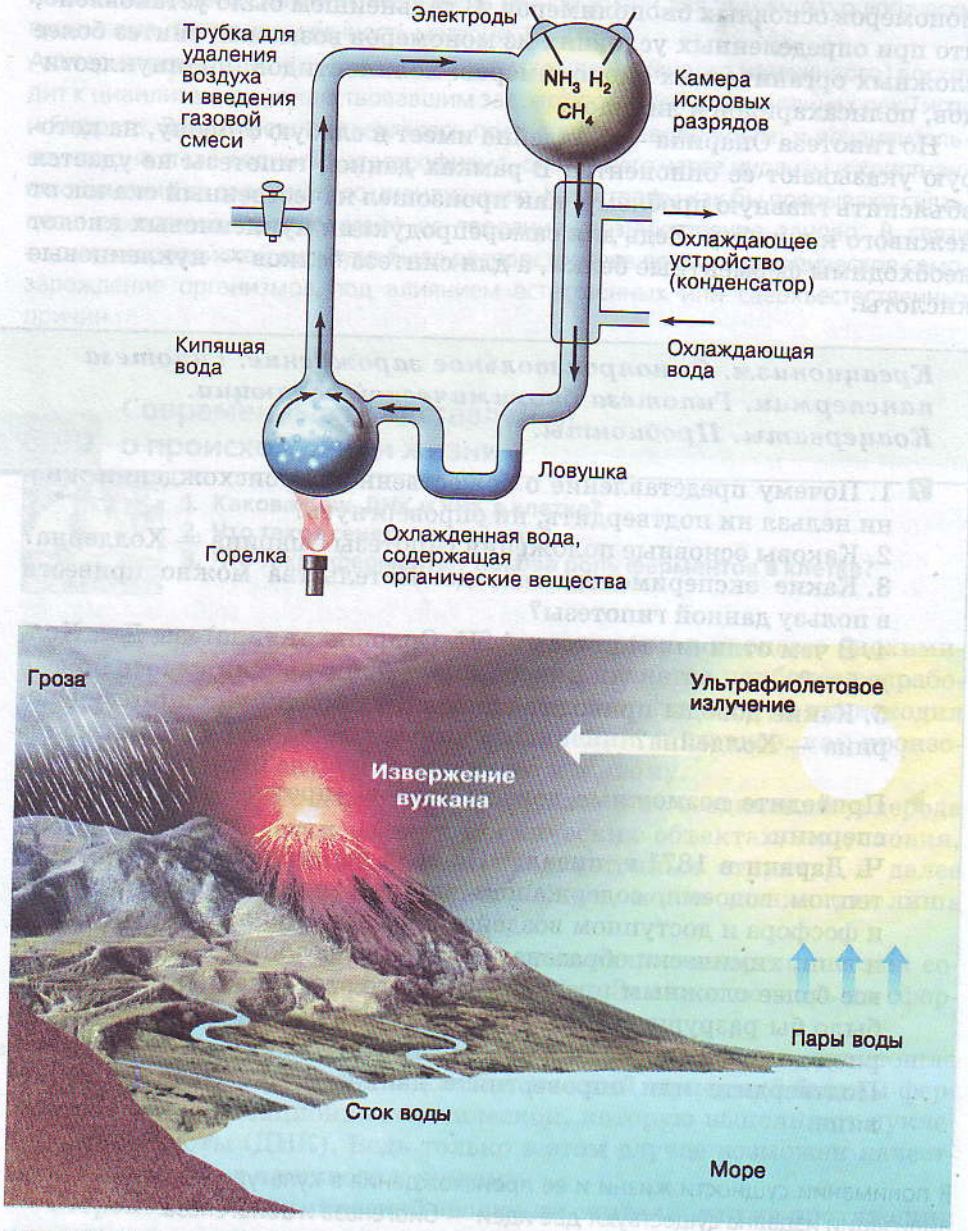


Рис. 141. *Опыт, имитирующий условия первичной атмосферы Земли на установке С. Миллера*

мономеров основных биополимеров. В дальнейшем было установлено, что при определенных условиях из мономеров возможен синтез более сложных органических биополимеров: полипептидов, полинуклеотидов, полисахаридов и липидов.

Но гипотеза Опарина — Холдейна имеет и слабую сторону, на которую указывают ее оппоненты. В рамках данной гипотезы не удается объяснить главную проблему: как произошел качественный скачок от неживого к живому. Ведь для саморепродукции нуклеиновых кислот необходимы ферментные белки, а для синтеза белков — нуклеиновые кислоты.

Креационизм. Самопроизвольное зарождение. Гипотеза панспермии. Гипотеза биохимической эволюции. Коацерваты. Пробионты.

1. Почему представление о божественном происхождении жизни нельзя ни подтвердить, ни опровергнуть?
2. Каковы основные положения гипотезы Опарина — Холдейна?
3. Какие экспериментальные доказательства можно привести в пользу данной гипотезы?
4. В чем отличия гипотезы А. И. Опарина от гипотезы Дж. Холдейна?
5. Какие доводы приводят оппоненты, критикуя гипотезу Опарина — Холдейна?

Приведите возможные доводы «за» и «против» гипотезы панспермии.

Ч. Дарвин в 1871 г. писал: «Но если бы сейчас... в каком-либо теплом водоеме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфора и доступном воздействию света, тепла, электричества и т. п., химически образовался белок, способный к дальнейшим, все более сложным превращениям, то это вещество немедленно было бы разрушено или поглощено, что было невозможно в период до возникновения живых существ».

Подтвердите или опровергните данное высказывание Ч. Дарвина.

В понимании сущности жизни и ее происхождения в культуре человеческой цивилизации издавна существуют две идеи — биогенеза и абиогенеза.

Идея *биогенеза* (происхождения живого от живого) исходит из древних восточных религиозных построений, для которых обычной была мысль об отсутствии начала

и конца природных явлений. Реальность вечной жизни для этих культур логически приемлема, так же как и вечность материи, Космоса.

Альтернативная идея — *абиогенеза* (происхождение живого из неживого) восходит к цивилизациям, существовавшим задолго до нашей эры в долинах рек Тигра и Евфрата. Эта область подвергалась постоянным наводнениям, и неудивительно, что она стала родиной катастрофизма, оказавшего через иудаизм и христианство влияние на европейскую цивилизацию. Катастрофы как бы прерывают связь, цепь поколений, предполагают ее творение, возникновение заново. В связи с этим в европейской культуре была распространена вера в периодическое самозарождение организмов под влиянием естественных или сверхъестественных причин.

§ 90 Современные представления о происхождении жизни

1. Какова роль ДНК и РНК в клетке?
2. Что такое генетический код?
3. Что такое ферменты? Какова роль ферментов в клетке?

Гипотеза абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции с научной точки зрения является наиболее разработанной. Но спорными остаются вопросы о том, где и когда происходил абиогенный синтез органических соединений, а главное, как произошел качественный скачок от неживого к живому.

Сейчас достоверно известно, что образование соединений углерода протекает практически на всех космических объектах, но условия, необходимые для возникновения предклеточных структур и далее первичных организмов, по мнению ученых, могли возникнуть лишь на планетах типа Земли.

Многие ученые считают, что значительная часть органических соединений могла образоваться за пределами Земли и попасть на сформировавшуюся планету с космическими телами.

Наиболее сложно объяснимым является вопрос, как произошло объединение двух функций — каталитической, присущей белкам-ферментам, и информационно-генетической, которую выполняют нуклеиновые кислоты (ДНК). Ведь только в этом случае возможен качественный скачок от неживого к живому.

Сторонники биохимической эволюции считали, что на протяжении многих миллионов лет в «первичном бульоне» происходили постоянные взаимодействия различных молекул, которые в конечном счете

привели к случайному удачному сочетанию и образованию такого белково-нуклеинового комплекса в пробионте. Но их оппоненты совершенно справедливо отмечают, что вероятность такой счастливой случайности практически равна нулю.

Возможно, ключ к пониманию данной проблемы дают открытия, сделанные при изучении РНК.

Считалось, что носителем генетической информации является только ДНК, но оказалось, что некоторые РНК имеют явно выраженную каталитическую активность и способны к саморепродукции в отсутствие белковых ферментов. Таким образом, древняя РНК могла совмещать в себе каталитические и информационно-генетические функции, что обеспечивало макромолекулярной системе способность к саморепродукции.

Если данное предположение верно, то, очевидно, дальнейшая эволюция шла в направлении РНК → белок → ДНК.

Эволюционное развитие столь сложного механизма еще недостаточно выяснено. Бесспорным является то, что в системе генетического кодирования РНК заменилась на ДНК, которая обеспечивает большую стабильность хранимой генетической информации. За РНК закрепилась функция «посредника»: она переносит информацию от ДНК к белку. Для всех ныне существующих живых организмов характерно именно такое направление потока информации: ДНК → → РНК → белок.

Таким образом, в настоящее время мы не можем считать, что проблема происхождения жизни решена, а можем лишь говорить, что ученые продолжают искать наиболее перспективные пути ее решения.

Гипотеза абиогенного зарождения жизни.

? 1. Почему ученые считают гипотезу абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции наиболее приемлемой?

2. Какая проблема в гипотезе абиогенного зарождения жизни является наиболее сложной?

3. Почему ученые считают, что открытия, сделанные при изучении РНК, могут дать ключ к решению проблемы возникновения жизни?

▶ Примите участие в диспуте «Возникновение жизни на Земле». Выскажите свою точку зрения по этому вопросу.

Экспериментально было установлено, что в искусственных условиях, имитирующих те, которые, как полагают, были на первобытной Земле, первыми образуются цепочки РНК, а не ДНК или белков. В связи с этим можно предположить, что в результате каких-то неизвестных нам событий и процессов РНК-подобные полинуклеотиды со временем приобрели способность направлять сборку белков, а белки-ферменты, в свою очередь, стали катализировать синтез новых копий РНК с большей эффективностью.

§ 91 Основные этапы развития жизни на Земле

1. **Что такое полимеризация?**
2. **Что общего и чем отличаются процессы гликолиза и дыхания?**
3. **В чем отличие эукариот от прокариот?**

Вы уже знаете, что жизнь, прежде чем она достигла современного многообразия, прошла длительный путь эволюции.

Гипотеза Опарина — Холдейна была принята и развивалась многими учеными. В 1947 г. английский ученый *Джон Бернал* сформулировал ***гипотезу биопоэза***. Он выделил три основных этапа формирования жизни: абиогенное возникновение органических мономеров (химический), формирование биологических полимеров (предбиологический) и возникновение первых организмов (биологический) (рис. 142).

Этап химической эволюции. На этом этапе происходил абиогенный синтез органических мономеров. Вы уже знаете, что древняя атмосфера Земли была насыщена вулканическими газами, в состав которых входили оксиды серы, азота, аммиак, оксиды и двуоксиды углерода, пары воды и ряд других веществ. Активная вулканическая деятельность, сопровождавшаяся выбросами больших масс радиоактивных компонентов, сильные и частые электрические разряды во время практически не прекращающихся гроз, а также ультрафиолетовое излучение способствовали образованию органических соединений. Древняя атмосфера не содержала свободного кислорода, поэтому органические соединения не окислялись и могли накапливаться в теплых и даже кипящих водах различных водоемов, постепенно усложняться по строению, формируя так называемый «первичный бульон». Продолжительность этих процессов составляла многие миллионы и десятки миллионов лет.

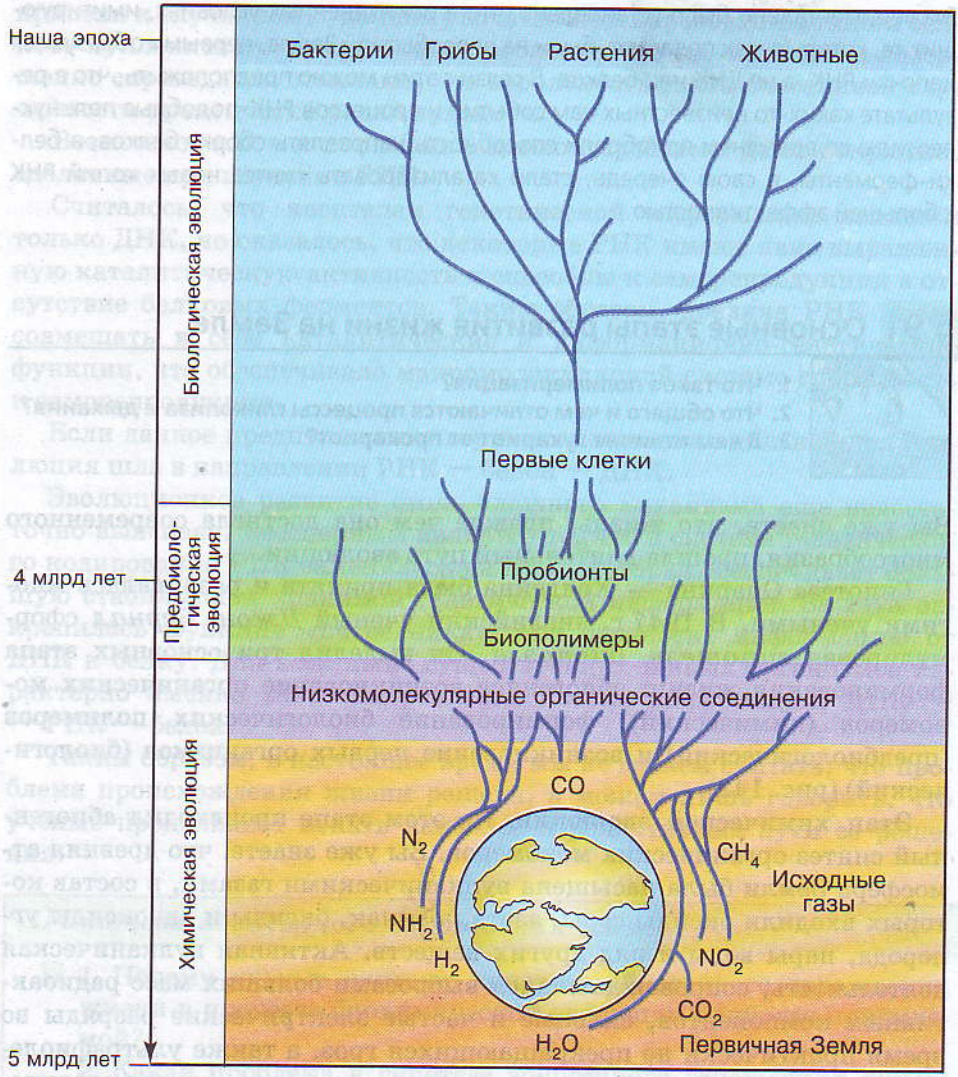


Рис. 142. *Основные этапы формирования жизни*

Этап предбиологической эволюции. На этом этапе протекали реакции полимеризации, которые могли активизироваться при значительном увеличении концентрации раствора (пересыхание водоема) и даже во влажном песке. В конечном счете сложные органические

соединения формировали белково-нуклеиново-липоидные комплексы (ученые называли их по-разному: коацерваты, гиперциклы, пробионты, прогеноты и т. д.). В результате предбиологического естественного отбора появились первые примитивные живые организмы, которые вступили в биологический естественный отбор и дали начало всему органическому миру на Земле. Жизнь, очевидно, развивалась в водной среде на некоторой глубине, так как единственной защитой от ультрафиолетового излучения была вода.

Биологический этап эволюции. Большинство ученых считают, что первые примитивные живые организмы были близки по строению к прокариотам. Они питались органическими веществами «первичного бульона», т. е. были гетеротрофами. Самой древней формой обмена веществ являлся, по-видимому, гликолиз.

При увеличении численности гетеротрофных прокариотических клеток запас органических соединений в первичном океане истощался. В этих условиях обострилась конкуренция между древними прокариотами, которая, с одной стороны, способствовала усложнению их строения, с другой — привела к появлению новых способов получения энергии для жизненных процессов. Так произошли крупные ароморфозы — появление автотрофного способа питания (хемосинтез и фотосинтез) и фиксация атмосферного азота. Организмы, способные к автотрофности, т. е. к синтезу органических веществ из неорганических за счет реакций окисления и восстановления, получили значительные преимущества в конкурентной борьбе.

В результате фотосинтеза в земной атмосфере начал накапливаться кислород. Это привело к смене восстановительной атмосферы планеты на окислительную, что явилось предпосылкой для возникновения нового типа энергетических процессов — дыхания, отличающегося от гликолиза и брожения значительно большим выходом энергии и ставшего вследствие этого основой более быстрого и эффективного типа обмена веществ. Способность синтезировать при дыхании большее количество АТФ позволила организмам расти и размножаться быстрее, а также усложнять свои структуры и обмен веществ.

Гипотезы происхождения эукариот. Большинство ученых считают, что эукариоты произошли от прокариотических клеток. Существует две наиболее признанные гипотезы происхождения эукариотических клеток и их органоидов.

Первая гипотеза связывает происхождение эукариотической клетки и ее органоидов с процессом впячивания клеточной мембраны (рис. 143).

Больше сторонников имеет гипотеза симбиотического происхождения эукариотической клетки. Согласно этой гипотезе, митохондрии,

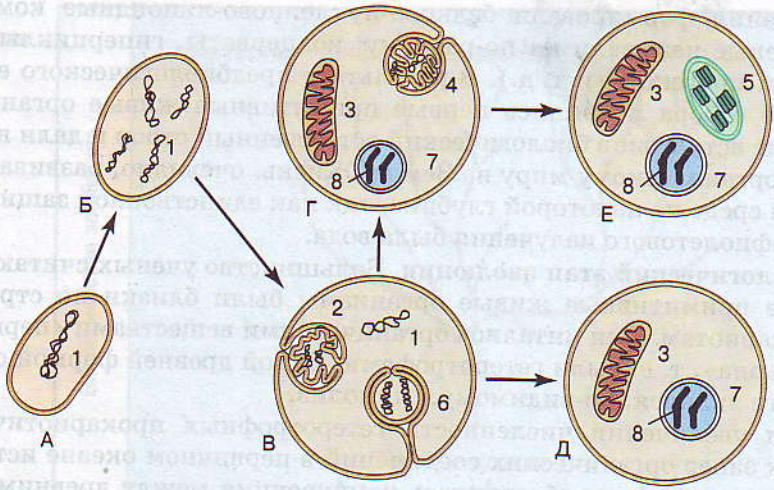


Рис. 143. *Происхождение эукариотических клеток и их органелл путем впячивания клеточной мембраны: А — проклетка; Б — клетка гипотетических прокариот; В, Г — клетки на стадии формирования митохондрий, ядра и пластид соответственно; Д, Е — клетки животных и растений; 1 — кольцевая ДНК прокариот; 2 — митохондриальное впячивание; 3 — митохондрии; 4 — пластидное впячивание; 5 — хлоропласты; 6 — ядерное впячивание; 7 — ядро; 8 — хромосомы*

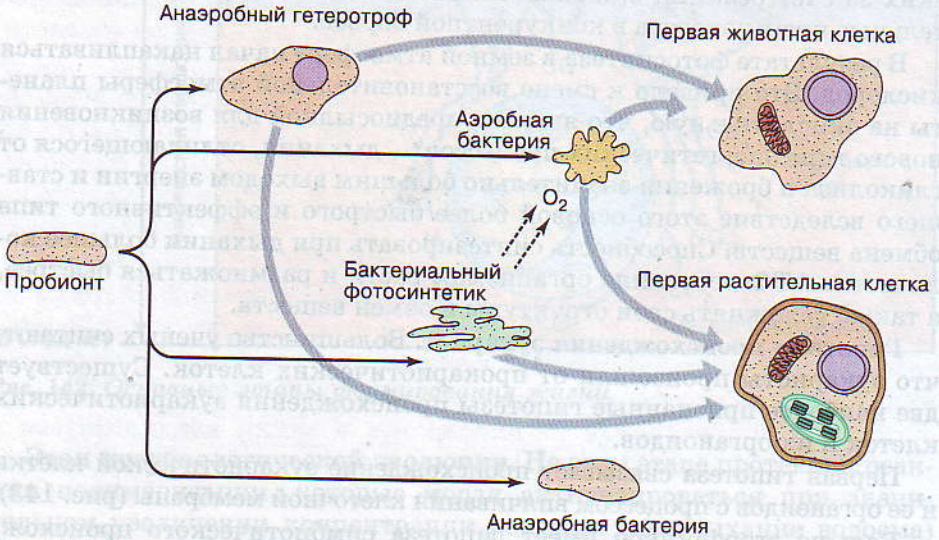


Рис. 144. *Схема симбиотического образования эукариотической клетки*

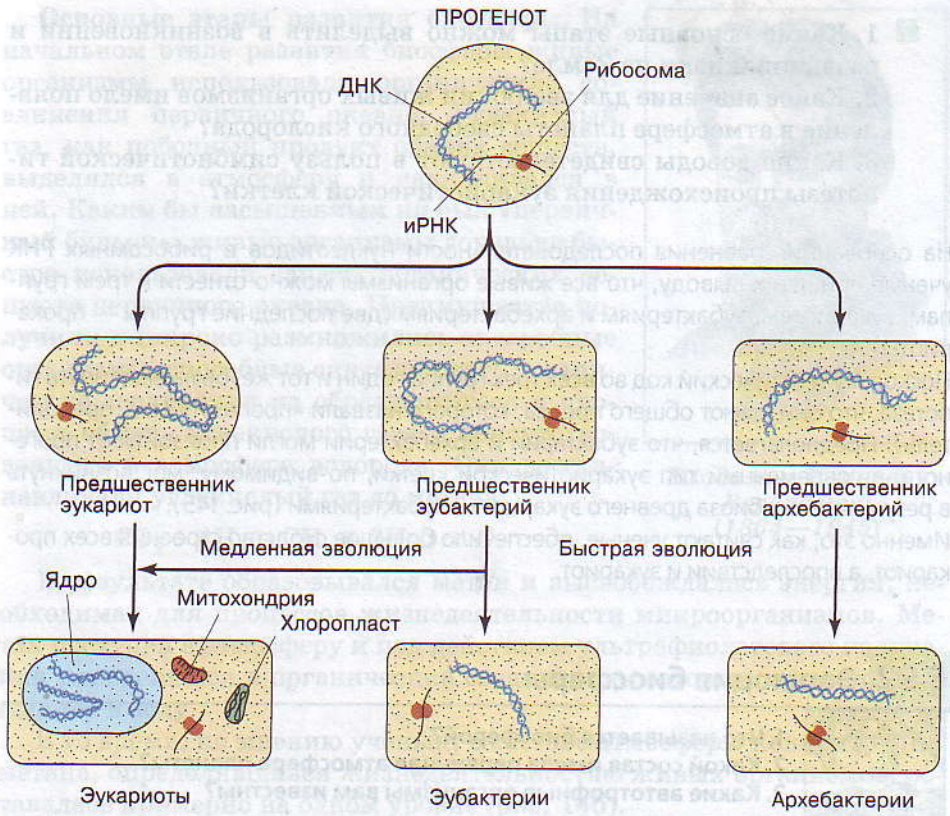


Рис. 145. *Схема, иллюстрирующая гипотезу прогенота*

пластиды и базальные тельца ресничек и жгутиков эукариотической клетки были когда-то свободноживущими прокариотическими клетками. Органеллами они стали в процессе симбиоза (рис. 144).

В пользу этой гипотезы свидетельствует наличие собственных РНК и ДНК в митохондриях и хлоропластах. По своему строению РНК митохондрий сходны с РНК пурпурных бактерий, РНК хлоропластов ближе к РНК цианобактерий.

Гипотеза биопоэза. Гипотеза симбиотического происхождения эукариотических клеток. Гипотеза происхождения эукариотических клеток и их органелл путем впячивания клеточной мембраны.

1. Какие основные этапы можно выделить в возникновении и развитии жизни на Земле?
2. Какое значение для эволюции живых организмов имело появление в атмосфере планеты свободного кислорода?
3. Какие доводы свидетельствуют в пользу симбиотической гипотезы происхождения эукариотической клетки?

На основании сравнения последовательности нуклеотидов в рибосомных РНК ученые пришли к выводу, что все живые организмы можно отнести к трем группам: эукариотам, эубактериям и архебактериям (две последние группы — прокариоты).

Поскольку генетический код во всех трех группах один и тот же, была выдвинута гипотеза, что они имеют общего предка, которого назвали «прогенот» (т. е. прародитель). Предполагается, что эубактерии и архебактерии могли произойти от прогенота, а современный тип эукариотической клетки, по-видимому, мог возникнуть в результате симбиоза древнего эукариота с эубактериями (рис. 145).

Именно это, как считают ученые, обеспечило большое сходство строения всех прокариот, а впоследствии и эукариот.

§ 92 Эволюция биосферы

1. Что называется биосферой?
2. Какой состав имела первичная атмосфера планеты?
3. Какие автотрофные организмы вам известны?

Биосфера. Выдающийся русский ученый *Владимир Иванович Вернадский*, один из создателей современного взгляда на биосферу, определил ее *как наружную оболочку Земли, область распространения жизни*. Биосфера включает в себя:

— *живое вещество*, т. е. совокупность всех живых организмов (растения, животные, грибы, микроорганизмы);

— *биогенное вещество*, т. е. органоминеральные или органические продукты, созданные живым веществом (торф, каменный уголь, нефть и др.);

— *биокосное вещество*, созданное живыми организмами вместе с неживой (косной) природой (водой, атмосферой, горными породами), — почвенный покров.

Биосфера, возникнув и сформировавшись около 4 млрд лет назад, находится в постоянном динамическом равновесии и развитии.

Основные этапы развития биосферы. На начальном этапе развития биосферы живые организмы использовали органические соединения первичного океана. Углекислый газ, как побочный продукт обмена веществ, выделялся в атмосферу и накапливался в ней. Каким бы насыщенным ни был «первичный бульон», живые организмы довольно быстро использовали запасы органических веществ первичного океана. Преимущества получили и широко размножились анаэробные организмы, способные синтезировать органические соединения из образующегося в процессе обмена углекислого газа и присутствовавшего в атмосфере водорода. Они восстанавливали углекислый газ до метана:

Владимир Иванович Вернадский (1864—1945)

$$CO_2 + 4H_2 = CH_4 + 2H_2O + E.$$

В результате образовывался метан и высвобождалась энергия, необходимая для процессов жизнедеятельности микроорганизмов. Метан поступал в атмосферу и под действием ультрафиолетового излучения превращался в органические соединения, которые вновь возвращались в воду.

В то время, по мнению ученых, в составе атмосферы концентрация метана, определявшаяся жизнедеятельностью живых организмов, оставалась примерно на одном уровне (рис. 146).

Роль процессов фотосинтеза и дыхания. Высокое содержание метана могло сохраняться до тех пор, пока в земной атмосфере было значительное количество водорода. Когда же запасы газообразного водорода истощились, метанообразующие бактерии уже не могли перерабатывать углекислый газ в метан и таким образом лишились источника энергии для синтеза собственных питательных веществ.

Для обеспечения условий существования живых организмов необходима была новая форма обмена веществ и получения энергии. Ею стал фотосинтез. У первых фотосинтезирующих микроорганизмов фотосинтез протекал без выделения кислорода (рис. 147).

На следующем этапе эволюции появились организмы с более совершенным механизмом фотосинтеза, в результате которого в атмосферу стал выделяться кислород (рис. 148).

Это повлекло за собой постепенное изменение состава атмосферы Земли. В ней становилось все больше кислорода.

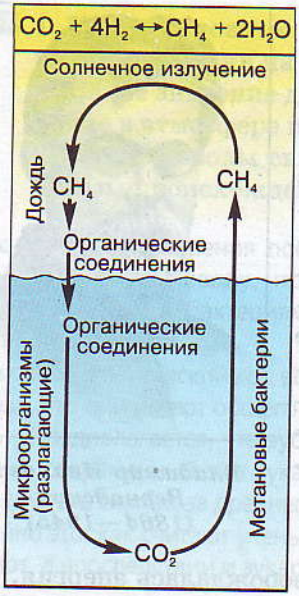


Рис. 146. *Схема круговорота углерода на древней Земле*

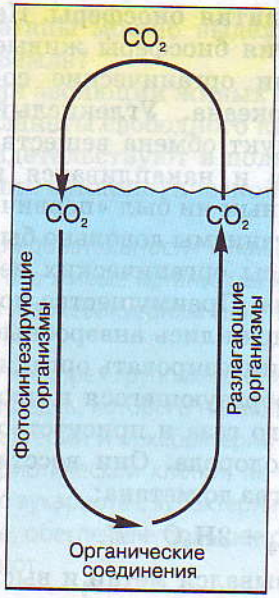


Рис. 147. *Схема круговорота углерода с появлением первых фотосинтезирующих микроорганизмов*

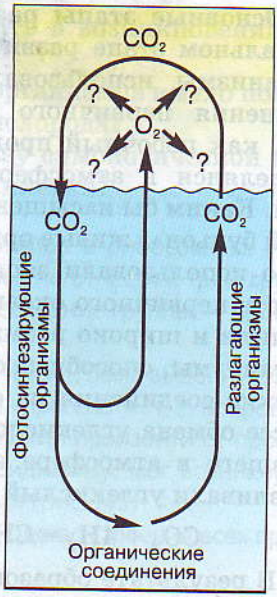


Рис. 148. *Схема круговорота углерода с появлением организмов с современным механизмом фотосинтеза*

Для живых организмов того времени кислород был сильнейшим ядом. Фактически наступил экологический кризис. Живые организмы должны были погибнуть или приспособиться к новым условиям среды.

По мере накопления кислорода в атмосфере живым организмам приходилось вырабатывать все более совершенные механизмы его обезвреживания. В конечном итоге живая природа нашла наиболее рациональный путь решения этой проблемы. Появились живые организмы, которые стали использовать кислород для получения энергии. Появился процесс дыхания.

Фотосинтез сыграл огромную роль в развитии органического мира и эволюции биосферы. Озоновый экран защитил планету от губительных ультрафиолетовых лучей. Это позволило живым организмам развиваться в верхних слоях водоемов, хорошо освещаемых и прогреваемых солнцем, а в дальнейшем завоевать сушу. Процесс дыхания обеспечил организмы энергией, что дало толчок к возникновению

многоклеточных организмов, их дальнейшему развитию и усложнению.

В процессе дыхания организмы потребляли кислород и выделяли соответствующее количество углекислого газа, который использовался для синтеза органических веществ в процессе фотосинтеза. Постепенно между автотрофными организмами и гетеротрофами установилось равновесие, которое привело к стабилизации нового состава атмосферы. Сформировались современные круговороты углерода и кислорода (рис. 149).

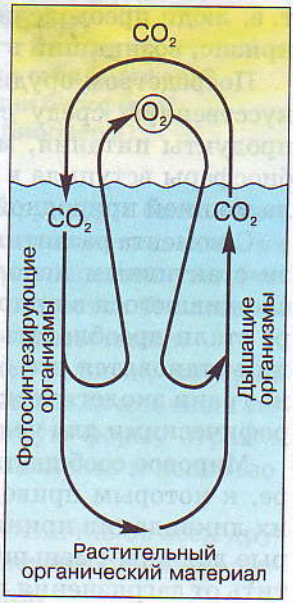


Рис. 149. *Схема круговорота углерода с появлением у организмов процесса дыхания*

Таким образом, благодаря жизнедеятельности организмов в биосфере непрерывно протекают процессы синтеза и распада органических веществ и происходят круговороты веществ, обеспечивающие стабильность функционирования биосферы. На разных этапах развития биосферы соотношение процессов синтеза и распада не было постоянным. В начальный период развития биосферы процессы синтеза преобладали над разрушением. Это привело к тому, что из первичной атмосферы в большом количестве были изъяты метан, сероводород, углекислый газ, а концентрация свободного кислорода, отсутствовавшего в ней прежде, достигла современных 21%.

Примерно 80—90 млн лет назад неравенство этих процессов в биосфере перешло в относительное равновесие.

Влияние человека на эволюцию биосферы. Около 2,5 млн лет назад появились первые люди — далекие предки современного человека. Вначале они были охотниками и собирателями. Однако в связи с усовершенствованием орудий охоты человек современного анатомического типа весьма быстро, вероятно всего за два-три тысячелетия, истребил крупных копытных и мамонтов — основу своего пищевого рациона того времени. Охота не могла уже обеспечить пропитание людей. Человек оказался на грани голодной смерти и был обречен на вымирание. Он мог бы и совсем исчезнуть с лица планеты, как исчезли многие биологические виды, например саблезубые тигры и мамонты.

Но этого не произошло, потому что примерно 10 тыс. лет назад человек перешел к земледелию, а несколько позднее и скотоводству,

т. е. люди преодолели первый в истории человечества экологический кризис, возникший в результате их деятельности.

Посредством орудий человечество стало создавать фактически искусственную среду своего обитания (поселения, жилища, одежду, продукты питания, машины и многое другое). С этих пор эволюция биосферы вступила в новую фазу, где человеческая деятельность стала мощной природной движущей силой.

С момента развития промышленности до настоящего времени, в связи с активным использованием природных ресурсов и нарушением сложившегося в природе равновесия, процессы разрушения в биосфере стали преобладать над процессами созидания, причем эти тенденции становятся все более выраженными. Биосфера вновь находится на грани экологического кризиса. Его последствия могут быть катастрофическими для человечества.

Мировое сообщество серьезно обеспокоено нарушениями в биосфере, к которым приводит непродуманная деятельность человека. Для их ликвидации принят целый ряд международных соглашений, которые должны уменьшить выброс в атмосферу вредных веществ, защитить от загрязнения почву и водоемы.

Биосфера

? 1. Почему можно говорить о взаимосвязи развития органического мира и эволюции биосферы?
2. Какие процессы были характерны для раннего этапа эволюции биосферы?
3. Почему на определенных этапах развития биосферы возникали экологические кризисы?
4. Какие закономерности, происходящие в биосфере, можно отметить в преодолении экологического кризиса?
5. Почему можно утверждать, что надвигающийся экологический кризис является результатом деятельности человека?
6. Можно ли считать завершенным процесс формирования биосферы?

▶ Основываясь на знании о развитии жизни на нашей планете, составьте примерную хронологическую таблицу, показывающую сновные этапы эволюции биосферы.

Ученые считают, что биохимический механизм, при помощи которого светлячок вырабатывает световую энергию, появился у древних организмов как средство обезвреживания губительного воздействия кислорода.

§ 93 Антропогенное воздействие на биосферу

1. Какие основные компоненты включает в себя биосфера?
2. Какова роль живого вещества в эволюции биосферы?
3. Как происходило развитие (эволюция) биосферы?
4. Какова роль человека в биосфере?

Эволюция биосферы шла по пути усложнения структуры биологических сообществ, умножения числа видов и совершенствования их приспособленности. Эволюционный процесс сопровождался увеличением эффективности преобразования энергии и вещества биологическими системами: организмами, популяциями, сообществами.

Вершиной эволюции живого на Земле явился человек, который как биологический вид на основе многочисленных эволюционных изменений приобрел не только сознание (совершенную форму отражения окружающего мира), но и способность изготавливать и использовать в своей жизни орудия труда.

Человек и экологический кризис. Человек, в отличие от всех других живых организмов, не приспосабливался к окружающей его среде, а стремился сделать ее удобной для своей жизни.

В палеолите человек еще вписывался в естественный круговорот веществ в природе. После появления земледелия, скотоводства, а затем добычи и использования полезных ископаемых он сам начал активно вмешиваться в его формирование, вовлекая в круговорот вещества, накопленные былыми биосферами: ископаемые углеводороды, железо и другие полезные ископаемые.

В XVIII в. были сделаны научные открытия, которые вызвали бурное развитие промышленного производства. Это усилило воздействие человека на биосферу.

С появлением современной индустрии пресс человечества на окружающую среду резко возрос. Строятся города, огромные пространства в сельской местности занимаются техническими монокультурами, уничтожаются леса и болота, бесполезные с точки зрения современного человека. Уменьшение биологического разнообразия естественной среды является одной из причин нарушения равновесия в природе.

Редуценты уже не в состоянии полностью переработать отходы, вырабатываемые человеческим обществом. Положение усугубляется тем, что в процессе промышленного производства создается большое количество веществ, которые невозможно разрушить биологическим путем (например, многие пластмассы).

Загрязнение окружающей среды приобретает все большие размеры. Происходит быстрое истощение невозобновляемых природных ресурсов биосферы.

Теперь мы все отчетливее понимаем, что современная цивилизация, основанная на представлении о безграничной неисчерпаемости природных ресурсов, ведет человечество к катастрофе.

Пути выхода из экологического кризиса. В данной ситуации перед человечеством возможны лишь два пути.

Первый — положиться на волю стихии, в этом случае наступающий кризис приведет, скорее всего, к уничтожению человечества.

Следовательно, возможен лишь второй путь — разработка разумной стратегии, общей для всего человечества. Она должна быть направлена на преобразование биосферы Земли, по определению В. И. Вернадского, в «ноосферу» — «сферу разума». В. И. Вернадский писал: «Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, ставится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера».

Каждый из нас и человечество в целом должно осознать ограниченность ресурсов на нашей планете. Необходимо четко уяснить, что нарушение законов природы неизбежно ведет к гибели цивилизации. Вот почему экологические знания необходимы каждому члену общества.

Человек — лишь один из биологических видов на нашей планете, и свою деятельность необходимо строить исходя из того, что биосфера без человека существовала и может существовать, человек вне биосферы существовать не может.

1. С какого момента человек выделился из остальной природы? В чем его жизнь стала отличаться от жизни других живых существ?
2. Почему в настоящее время все острее ставится вопрос о надвигающемся экологическом кризисе на нашей планете?
3. Существуют ли пути преодоления экологического кризиса?
4. Что В. И. Вернадский понимал под ноосферой?

Основываясь на знаниях из курса истории, составьте примерную хронологическую таблицу, показывающую формы воздействия человека на окружающую природу в разные периоды развития цивилизации.

Человек является естественной составляющей биосферы, он возник в результате эволюции биосферы, и на него, как и на остальные живые виды, распространяются законы развития биосферы. Как и любой другой вид, человечество имеет свою экологическую нишу, т. е. свою систему взаимоотношений с окружающей средой, законы развития которых человек обязан учитывать в своей практической деятельности и отступление от которых чревато для общества последствиями катастрофического характера.

Краткое содержание главы

Биосфера — не только сфера распространения жизни, но и результат ее деятельности. С возникновением жизни сначала медленно и слабо, затем все быстрее и значительнее стало проявляться влияние живой материи на геологические процессы Земли.

Эволюция биосферы шла по пути усложнения структуры биологических сообществ, умножения числа видов и совершенствования их приспособленности. Посредством орудий человечество стало создавать фактически искусственную среду своего обитания. С этих пор биосфера вступила в новую фазу, где человеческий фактор стал мощной природной движущей силой.

Современная цивилизация, основанная на представлении о безграничной неисчерпаемости природных ресурсов, ведет человечество к катастрофе. Только разумная стратегия всего человечества, направленная на преобразование биосферы Земли в ноосферу, может предотвратить надвигающийся экологический кризис.

Оглавление

Введение

§ 1. Краткая история развития биологии 3
§ 2. Методы исследования в биологии 9
§ 3. Сущность жизни и свойства живого 13
§ 4. Уровни организации живой материи 16
Краткое содержание вводной главы 20

Глава 1. Основы цитологии

§ 5. Методы цитологии. Клеточная теория 22
§ 6. Особенности химического состава клетки 26
§ 7. Вода и ее роль в жизнедеятельности клетки 29
§ 8. Минеральные вещества и их роль в клетке 32
§ 9. Углеводы и их роль в жизнедеятельности клетки 34
§ 10. Липиды и их роль в жизнедеятельности клетки 37
§ 11. Строение и функции белков 40
§ 12. Нуклеиновые кислоты и их роль в жизнедеятельности клетки 48
§ 13. АТФ и другие органические соединения клетки 53
§ 14. Строение клетки. Клеточная мембрана. Ядро 55
§ 15. Строение клетки. Цитоплазма. Клеточный центр. Рибосомы 61
§ 16. Строение клетки. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи. Лизосомы. Клеточные включения 64
§ 17. Строение клетки. Митохондрии. Пластиды. Органоиды движения 68
§ 18. Сходства и различия в строении прокариотических и эукариотических клеток 71
§ 19. Сходство и различия в строении клеток растений, животных и грибов 75
§ 20. Неклеточные формы жизни. Вирусы и бактериофаги 78
§ 21. Обмен веществ и энергии в клетке 81
§ 22. Энергетический обмен в клетке 84
§ 23. Питание клетки 87
§ 24. Автотрофное питание. Фотосинтез 89
§ 25. Автотрофное питание. Хемосинтез 94
§ 26. Генетический код. Транскрипция. Синтез белков в клетке 95
§ 27. Регуляция транскрипции и трансляции в клетке и организме 102
Краткое содержание главы 105

Глава 2. Размножение и индивидуальное развитие организмов

§ 28. Жизненный цикл клетки 108
§ 29. Митоз. Амитоз 111
§ 30. Мейоз 114
§ 31. Формы размножения организмов. Бесполое размножение 116
§ 32. Формы размножения организмов. Половое размножение 120
§ 33. Развитие половых клеток 122
§ 34. Оплодотворение 125
§ 35. Онтогенез — индивидуальное развитие организма 129
§ 36. Индивидуальное развитие. Эмбриональный период 131
§ 37. Индивидуальное развитие. Постэмбриональный период 136
Краткое содержание главы 137

Глава 3. Основы генетики

§ 38. История развития генетики. Гибридологический метод 140
§ 39. Закономерности наследования. Моногибридное скрещивание 142
§ 40. Множественные аллели. Анализирующее скрещивание 146
§ 41. Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков 149
§ 42. Хромосомная теория наследственности 152
§ 43. Взаимодействие неаллельных генов 155
§ 44. Цитоплазматическая наследственность 157
§ 45. Генетическое определение пола 159
§ 46. Изменчивость 163
§ 47. Виды мутаций 167
§ 48. Причины мутаций. Соматические и генеративные мутации 169
Краткое содержание главы 173

Глава 4. Генетика человека

§ 49. Методы исследования генетики человека 176
§ 50. Генетика и здоровье 178
§ 51. Проблемы генетической безопасности 181
Краткое содержание главы 184

Глава 5. Основы учения об эволюции

§ 52. Развитие эволюционного учения Ч. Дарвина 186
§ 53. Вид, его критерии 195
§ 54. Популяции 198

§ 55. Генетический состав популяций 200
§ 56. Изменения генофонда популяций 203
§ 57. Борьба за существование и ее формы 205
§ 58. Естественный отбор и его формы 208
§ 59. Изолирующие механизмы 214
§ 60. Видообразование 218
§ 61. Макроэволюция, ее доказательства 222
§ 62. Система растений и животных — отображение эволюции 227
§ 63. Главные направления эволюции органического мира 230
Краткое содержание главы 237

Глава 6. Основы селекции и биотехнологии

§ 64. Основные методы селекции и биотехнологии 240
§ 65. Методы селекции растений 244
§ 66. Методы селекции животных 252
§ 67. Селекция микроорганизмов 256
§ 68. Современное состояние и перспективы биотехнологии 259
Краткое содержание главы 263

Глава 7. Антропогенез

§ 69. Положение человека в системе животного мира 266
§ 70. Основные стадии антропогенеза 270
§ 71. Движущие силы антропогенеза 277
§ 72. Прародина человека 280
§ 73. Расы и их происхождение 285
Краткое содержание главы 290

Глава 8. Основы экологии

§ 74. Что изучает экология 292
§ 75. Среда обитания организмов и ее факторы 294
§ 76. Местообитание и экологические ниши 299
§ 77. Основные типы экологических взаимодействий 303
§ 78. Конкурентные взаимодействия 308
§ 79. Основные экологические характеристики популяции 312
§ 80. Динамика популяции 315
§ 81. Экологические сообщества 318
§ 82. Структура сообщества 324
§ 83. Взаимосвязь организмов в сообществах 327
§ 84. Пищевые цепи 328

§ 85. Экологические пирамиды 332
§ 86. Экологическая сукцессия 334
§ 87. Влияние загрязнений на живые организмы 337
§ 88. Основы рационального природопользования 339
Краткое содержание главы 342

Глава 9. Эволюция биосферы и человек

§ 89. Гипотезы о происхождении жизни 344
§ 90. Современные представления о происхождении жизни 349
§ 91. Основные этапы развития жизни на Земле 351
§ 92. Эволюция биосферы 356
§ 93. Антропогенное воздействие на биосферу 361
Краткое содержание главы 363

Учебное издание

Каменский Андрей Александрович
Криксунов Евгений Аркадьевич
Пасечник Владимир Васильевич

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

10—11 классы

Учебник для общеобразовательных учреждений

Зав. редакцией *И. Б. Морзунова*
Ответственный редактор *Г. М. Пальдяева*
Макет *М. Г. Мицкевич*
Оформление *М. Г. Мицкевич*
Художники *Б. А. Гомон, П. А. Жиличкин, А. В. Пряхин, О. И. Руновская*
Художественный редактор *М. Г. Мицкевич*
Технический редактор *Н. И. Герасимова*
Компьютерная верстка *Т. В. Рыбина*
Корректор *Н. С. Соболева*

Санитарно-эпидемиологическое заключение
№ 77.99.15.953.Д.005481.08.04 от 25.08.2004.

Подписано к печати 07.07.05. Формат $70\times90^1/_{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура «Школьная». Печать офсетная.
Усл. печ. л. 26,91. Тираж 70 000 экз. Заказ № 12187 (п-гз).

ООО «Дрофа». 127018, Москва, Сущевский вал, 49.

Предложения и замечания по содержанию и оформлению книги просим направлять в учебную редакцию издательства «Дрофа»: 127018, Москва, а/я 79. Тел.: (095) 795-05-41. E-mail: chief@drofa.ru

По вопросам приобретения продукции издательства «Дрофа» обращаться по адресу:
127018, Москва, Сущевский вал, 49.
Тел.: (095) 795-05-50, 795-05-51. Факс: (095) 795-05-52.

Торговый дом «Школьник».
109172, Москва, ул. Малые Каменщики, д. 6, стр. 1А.
Тел.: (095) 911-70-24, 912-15-16, 912-45-76.

Сеть магазинов «Переплетные птицы».
Тел.: (095) 912-45-76.

Федеральное государственное унитарное предприятие Смоленский полиграфический комбинат Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям. 214020, Смоленск, ул. Смольянинова, 1.

ISBN 5-7107-8493-1